







ERGEBNISSE ANATOMISCHER UNTERSUCHUNGEN
AN
STANDFUSS'schen LEPIDOPTEREN-BASTARDEN

III. FOLGE

LYCIA (BISTON) HYBR. PILZII STDFS. und LYC. HYBR. HUENII OBTHR.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

DER

UNIVERSITÄT ZÜRICH

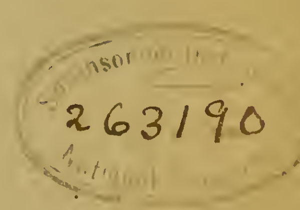
VON

DAVID EDWARD MALAN

AUS WELLINGTON (SÜDAFRIKA).

BEGUTACHTET VON HERRN

PROF. Dr. KARL HESCHELER.



ZÜRICH 1917

H. GRAPENTIEN, DÜBENDORF.



ERGEBNISSE ANATOMISCHER UNTERSUCHUNGEN
AN
STANDFUSS'SCHEN LEPIDOPTEREN-BASTARDEN

III. FOLGE

LYCIA (BISTON) HYBR. PILZII STDFS. UND LYC. HYBR. HUENII OBTHR.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

DER

UNIVERSITÄT ZÜRICH

VON

DAVID EDWARD MALAN

AUS WELLINGTON (SÜDAFRIKA).

BEGUTACHTET VON HERRN

PROF. Dr. KARL HESCHELER.

ZÜRICH 1917

H. GRAPENTIEN, DÜBENDORF.

Abdruck aus den „Mitteilungen der Entomologia Zürich und Umgebung, Heft 4, 1918.

Curriculum vitae.

David Edward Malan, Sohn des Herrn Dr. Gabriel Daniel Malan, Arzt, und seiner Ehefrau Francis Elizabeth Malan, geb. Kock, geboren in Richmond, Kapland, im Februar 1889, besuchte die Boys' High School in Wellington, C. P. bis zu seiner Reifeprüfung (1906). Darauf studierte er am Victoria College in Stellenbosch bis Ende 1912 und legte die Examina für „bachelor" und „master of arts" ab. Im Sommersemester 1913 wurde er an der Universität Zürich immatrikuliert und besuchte Vorlesungen und Praktika bei den Herren Professoren Ernst, Hescheler, Lang, Schinz, Schlaginhaufen, Standfuß und Werner. Er wurde im Herbst 1916 exmatrikuliert.

Inhaltsverzeichnis.

Vorwort.

Die folgenden Untersuchungen, die ihre Entstehung der Anregung des verstorbenen Herrn Prof. Dr. M. Standfuß verdanken, wurden im Laboratorium des Entomologischen Institutes der eidg. tech. Hochschule ausgeführt. Da die Bearbeitung des Manuskriptes schon begonnen war, litt ich sehr unter dem Tode meines geschätzten Lehrers, seine Hilfe und Unterstützung waren unersetzlich. Aus dem Titel ist ersichtlich, daß die vorliegende Arbeit die dritte Folge anatomischer Untersuchungen ist, die an Standfuß'schen Lepidopterenbastarden ausgeführt worden sind. Die erste Folge wurde im Jahre 1908 von W. Roepke publiziert, die zweite und eine vierte sind noch in Bearbeitung.

Herrn Prof. Dr. K. Hescheler bin ich für sein freundliches Entgegenkommen und seinen geschätzten Rat großen Dank schuldig. Auch möchte ich Herrn Rud. Standfuß für seine bereitwillige Hilfe und seine Anleitungen beim Präparieren des Materials danken. Die schöne Tafel der Falter (I) verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Photographen E. Link in Zürich. Zum Schlusse möchte ich noch der „Entomologia Zürich und Umgebung" bestens dafür danken, daß sie mich beim Druck dieser Arbeit in sehr entgegenkommender Weise unterstützt hat.

Kapitel I.

A. Einleitung und Untersuchungsmaterial.

In keiner Tiergruppe ist wohl die Bastardzucht weiter gediehen als bei den Insekten. Der Grund, daß unter den Insekten die Lepidopteren voranstehen, liegt nicht etwa an größerer Neigung dieser Ordnung zur Bastardbildung, sondern an der Vorliebe, die viele Sammler und Forscher für die Zucht von Schmetterlingen haben.

Nach Roepke (1908) sind bis jetzt rund 100 Lepidopterenbastarde bekannt; weitaus die meisten stammen aus künstlich herbeigeführten Paarungen. In Bezug auf die Frage der Artbildung kommen sie weniger in Betracht. In seinem Handbuche gibt Standfuß (1896) einen sehr interessanten Ueberblick über die bis dahin im Freien gefundenen Artbastarde. Abgesehen von Copulae und einigen Raupen erwähnt er ca. 30 Bastarde, die als Falter gefangen wurden. Seither sind noch einige entdeckt worden; immerhin ist die Zahl der auf natürlichem Wege zustande gekommenen Lepidopterenbastarde eine ganz minimale gegenüber der großen Zahl der Schmetterlingsarten.

Nach mündlicher Mitteilung von Herrn Prof. Dr. Standfuß — und das Urteil dieses ausgezeichneten Lepidopterenkenners ist ausschlaggebend — ist wohl kein anderer Artbastard unter den Lepidopteren im Freien so häufig gefunden worden als Lycia hybr. pilzii Stdfs. aus der Paarung Lycia hirtaria Cl. ♂ × pomonaria Hb. ♀. Der reziproke Bastard, Lyc. hybr. huenii Obthr. ist auf künstlichem Wege ebenso leicht zu erzielen wie Lyc. hybr. pilzii, kommt aber trotzdem nie im Freien vor. Dieser Umstand ist auf folgendes zurückzuführen: pomonaria fliegt an den Orten, an denen beide Arten vorkommen, zwei bis drei Wochen früher als hirtaria. Wie bei den meisten Schmetterlingen sind zuerst nur Männchen vorhanden, dann Männchen und Weibchen der betreffenden Art; im Allgemeinen erscheinen also die Männchen einer Art etwas früher als ihre Weibchen. Die Flugzeit selbst dauert nur einige Wochen. Es trifft sich nun, daß die Flugzeit der ersten hirtaria-Männchen mit der Flugzeit

der letzten pomonaria-Weibchen zusammenfällt; dies geschieht demnach zu einer Zeit in der noch keine hirtaria-Weibchen vorhanden sind. Die Kreuzung hirtaria ♂ × pomonaria ♀ ist infolgedessen möglich, die umgekehrte Paarung, pomonaria ♂ × hirtaria ♀ hingegen unmöglich. Letztere kann man nur dadurch erreichen, daß man die Entwicklung der pomonaria-Puppen künstlich zurück hält.

Wenn es nun möglich wäre, daß durch Bastardierung im Freien neue Arten entstehen könnten, wäre es gewiß von Belang, die Verhältnisse bei einem Bastarde wie pilzii zu untersuchen; in diesem Sinne wurde mir auch von Herrn Prof. Dr. M. Standfuß das Material zur Verfügung gestellt. Folgende Hauptfragen sollten beantwortet werden:

1. der Grad der Fruchtbarkeit beider Arten,
2. der Grad der Konstanz der Bastarde,
3. inwiefern $F_1 \times F_1$ oder $F_1 \times P_1$ fruchtbar ist,
4. in welchen Gründen die vermutliche Unfruchtbarkeit der Bastarde liegt.

Lycia hirtaria nnd Lyc. pomonaria sind unzweifelhaft nahverwandte Arten; man kann annehmen, daß die Spaltung der beiden Arten in der Eiszeit vor sich ging. Für diese Ansicht sprechen die Tatsachen der geographischen Verbreitung und die Lebensgewohnheiten der beiden Arten. Hirtaria ist überall in Europa und Kleinasien zu finden, pomonaria kommt hauptsächlich in Nord-Europa und, spärlich, in den Alpen vor. Die Falter von pomonaria erscheinen im zeitigen Frühjahr; ihre Weibchen sind fast vollständig flügellos. Wie später in dieser Arbeit gezeigt wird, scheint auch der Raupentypus von pomonaria fortgeschrittener zu sein als der von hirtaria.

B. Ueber die Zuchten.

Es handelt sich um Mitteilungen, die teils aus dem Tagebuch des Herrn Prof. Dr. M. Standfuß stammen, welcher dem Schreibenden sein hier in Frage kommendes Zuchtmaterial in dankenswerter Weise zur Verfügung stellte, teils aus den Beobachtungen und Zuchtergebnissen des Schreibenden selbst.

Am 11. April 1914 erhielt Prof. Dr. M. Standfuß drei lebende, in den Wäldern der Umgebung Dresdens gesammelte, weibliche Falter von Lycia pomonaria Hb. Zum Ablegen der Eier gab man den Faltern Torfbruchstücke. Innerhalb der nächsten fünf Tage betteten die kleinen, starkbehaarten, sehr beweglichen Geschöpfe (cfr. Taf. I, Fig. 25 u. 27) ihren gesamten Eiervorrat mit Hilfe ihres lang ausschiebbaren Legeapparates in die Risse

und lockeren Stellen des Torfes willig ein. Die mit den Eiern besetzten Torfbrocken wurden mit Nadeln in die Krone von zwei jungen Bäumen der Tilia euchlora befestigt; diese Bäume wurden vorher sehr sorgfältig von allen Raubinsekten gesäubert. Schließlich zog man noch über diese Bäume luftige Gazebeutel und schloß dieselben durch einen an ihrem untern Ende um Beutel und Stamm geschlungenen feinen, festen Bindfaden sorgfältig nach außen hin ab.

Am 1. Mai 1914 hatte dann Prof. Dr. M. Standfuß weiter von Oels in Schlesien einige Eier aus der Paarung von

$$\text{Lycia hirt.} \frac{\text{mut. hannoviensis Heym. ♂}}{\text{mut. hannoviensis Heym. ♀}}$$

(cfr. Taf. 1, Fig. 3—5) zugeschickt erhalten. Die Eier wurden noch am Tage der Ankunft auf einem dritten jungen Baum der Tilia euchlora in gleicher Weise untergebracht wie die Eier von Lyc. pomonaria, da sich bereits aus ihnen die ersten Räupchen zu entwickeln begannen.

Zwischen dem 3. und dem 24. Juni schritten alle Lyc. pomonaria-Raupen zur Verpuppung, im Ganzen 466 Individuen. Vom 11. Juni bis zum 3. Juli folgten die Lyc. hirt. mut. hannoviensis-Raupen, insgesamt 80 Stück. Die beiden Arten wurden getrennt, in zwei großen Kisten mit schwach angefeuchtetem Torfmull untergebracht, da sie sich in diesem Material gut zu verwandeln pflegen und erfahrungsgemäß auch gut darin überwintern.

Erst nach der Ueberwinterung, am 19. Februar 1915, erfolgte eine Durchsicht der pomonaria-Puppen. 459 waren vorhanden (7 Individuen waren als Raupen vertrocknet), von denen 332 in ihrer Entwicklung schon weit vorgeschrittene Falter enthielten. 137 Puppen zeigten keine Entwicklung, wollten also noch einmal oder öfters überwintern, um Falter zu geben. Alle lebenden, in Entwicklung begriffenen Puppen, etwa 300 — einige 30 Puppen enthielten verpilzte Falter und wurden beseitigt — kamen nunmehr, in mäßig feuchten Torf eingebettet, vom 20. Februar an in den Eisraum des Kantonsspitales in Zürich. Um die Kreuzung der beiden Arten zu erzielen, wollte man auf diesem Wege die Entwicklung der pomonaria hintanhalten, die als Falter früher im Jahre erscheinen als hirtaria, und zwar bis zum Zeitpunkt des Ausschlüpfens der hirtaria-Falter, 14 Tage bis 3 Wochen später.

Am 4. März erfolgte die Revision der Lyc. hirtaria-Puppen. Es waren deren 77 vorhanden (3 vertrockneten als Raupen), leider aber waren nur noch 32 am Leben. 45 hirtaria-Puppen

standen dann, vom 4. März an, vor Regen und direkten Sonnenstrahlen geschützt, auf einem freien, nach Osten gelegenen Balkon. Am 19. März schlüpften die ersten Falter.

Am 20. März nahm man alle Puppen von Lyc. pomonaria aus dem Eisraum des Kantonsspitales. Schon am 21. März begannen aus ihnen die ersten Falter zu schlüpfen. Zwischen dem 23. und 25. März glückten drei Kreuzungen zwischen Lyc. hirt. mut. hannoviensis ♂ und Lyc. pomonaria ♀. Alle drei Kreuzungen erfolgten zwischen 6 und ½8 Uhr abends. Zwischen dem 23. und 28. März wurden neun umgekehrte Kreuzungen erreicht, zwischen Lyc. pomonaria ♂ und Lyc. hirt. mut. hannoviensis ♀. Von diesen fanden nur zwei zwischen 6 und ½7 Uhr abends statt, die übrigen sieben in der Nacht zwischen 10 und ¾12 Uhr. Die Verschiedenheit in der Zeit des Eingehens der Kreuzungspaarungen hängt damit zusammen, daß die Weibchen von pomonaria ihre Männchen in den Abendstunden zwischen 6 und ½8 Uhr zur Paarung anzulocken pflegen, die hirtaria-Weibchen aber in der Nacht zwischen 10 und ¾12 Uhr.

Die Zeitdauern der Kreuzungspaarungen waren infolge der Temperaturverhältnisse starken Schwankungen unterworfen. Am 24. März, einem milden Föhntage, dauerten sie nur 3 bis 5 Stunden, an den normal kühlen Märztagen hingegen 8 bis 12 Stunden; zwei dauerten auch noch länger. Ueberdies gingen auch noch je zwei männliche und zwei weibliche Falter von Lyc. pomonaria eine Paarung ein. Ebenso wurden zwei genuine Paarungen von Lyc. hirt. mut. hannoviensis ♂ und hirtaria ♀ normal, erreicht.

Die Falter von Lyc. pomonaria sind in hohem Grade konstant. Nur die Zeichnungselemente der Männchen schwanken in ihrer Stärke, auch treten bei beiden Geschlechtern die gelben Schuppen und Haare in größerer oder geringerer Menge auf. Aus den 32 gut überwinterten Puppen, Brut aus der Paarung

von Lycia hirtaria $\frac{\text{mut. hannoviensis ♂}}{\text{mut. hannoviensis ♀}}$

entwickelten sich 28 Falter, vier Falter vertrockneten in der Puppe. Davon entfielen 6 (4 ♂♂, 2 ♀♀) auf hirtaria Cl. normal (cfr. Taf. I, Fig. 1 u. 2), ferner 15 (6 ♂♂, 9 ♀♀) auf hirtaria mut. hannoviensis heterozygotisch[1] (cfr. Taf. I, Fig. 3) und 7 (5 ♂♂, 2 ♀♀) auf hirtaria mut. hannoviensis homozygotisch (cfr. Taf. I, Fig. 4

---

[1] Der weibliche Falter von Lyc. hirt. mut. hannoviensis heterozyg. ist eine ausgesprochene Zwischenform zwischen dem Weibchen von hirtaria Cl. normal (Taf. I, Fig. 2) und dem Weibchen von hirt. mut. hannoviensis Heymons homozyg. (Taf. I, Fig. 5).

u. 5.) Für die Kreuzungsexperimente waren nur heterozygotische Individuen der mut. hannoviensis Heym. verwendet worden. Die weiblichen Falter, die der Paarung unterworfen waren, genossen die gleiche Behandlung wie Lyc. pomonaria und hirtaria. Dasselbe gilt vom Vorgehen bei der Zucht der Brut, sowie bei der Verpuppung der Raupen. Die Raupen der vier verschiedenen Zuchttypen schritten zur Verpuppung:

Lyc. pomonaria	Juni	8	bis	Juni	29
„ hybr. pilzii	„	12	„	Juli	5
„ „ hueni	„	7	„	„	5
„ hirtaria	„	12	„	„	5.

Eine Untersuchung der Puppen am 3. Nov. ergab:

1. Lyc. hirt. mut. hannoviensis Heym. — 76 relativ kleine Puppen, sämtliche in Entwicklung.

2. Lyc. hybr. $\frac{\text{hirt. mut. hannoviensis } \male}{\text{pomonaria } \female}$ (= hybr. pilzii Stdfs.)

594 Puppen (darunter eine ausgesprochen gynandromorphe), wovon 430 in Entwicklung begriffen.

3. Lyc. hybr. $\frac{\text{pomonaria } \male}{\text{hirt. mut. hannoviensis } \female}$ (= hybr. huenii Obthr.)

653 Puppen, von denen 233 Puppen, und zwar ganz ausschliesslich männliche Individuen, sich in Entwicklung befanden.

4. Lycia pomonaria Hb. — 98 Puppen, darunter 72 in Entwicklung.

Von Lyc. hybr. pilzii Stdfs. schlüpften 212 männliche und 196 weibliche Falter aus. In der gynandromorphen Puppe starb leider der Falter ab. Von diesen entfielen 107 Männchen und 92 Weibchen auf den hellen, Taf. I. Fig. 6—11 abgebildeten und 105 Männchen und 104 Weibchen auf den dunkeln, Taf. 1, Fig 12—17 abgebildeten Typus.

Auch von den 212 männlichen Faltern der Lyc. hybr. huenii Obthr. gehörte etwa die Hälfte, nämlich 103 Individuen, dem hellen Typus (cfr. Taf. I, Fig. 18—21) an, entsprach also der Grundform von Lyc. hirtaria; 109 männliche Falter waren stark verdunkelt, der mut. hannoviensis von hirtaria entsprechend (cfr. Taf. I, Fig. 22 u. 23). Die beiden abgebildeten Weibchen von Lyc. hybr. huenii Obthr. (cfr. Taf. I, Fig. 19 u. 21) stammen aus den Standfuss'schen Zuchten von 1906[1] und schlüpften, das eine in Fig. 19 wiedergegebene im Jahre 1908, das andere in Fig. 21

---

[1] Standfuß, „Mitteil. z. Vererbungsfrage etc.“, Mitteil. der Schweiz. ent. Ges. 1914, Bd. XII, Heft 5/6. Tabelle C. p. XVI, No. 43.

wiedergegebene im Jahre 1909, also erst nach zweimaliger resp. dreimaliger Ueberwinterung der Puppe, aus.

Für Anpaarungsversuche der genuinen männlichen und weiblichen Falter von hirt. mut. hannoviensis und pomonaria an die Falter der Artbastarde und für Kreuzungsexperimente der Bastarde untereinander waren am 7. März 50 Puppen des Arthybriden hybr. pilzii und ebenso 35 Puppen von hybr. huenii in den Eisraum des Kantonsspitales gebracht worden. Zwischen dem 20. und 28. März 1916 gelangen dann folgende Anpaarungen der beiden Grundarten und ihren Bastarden und folgende Kreuzungen der Bastarde miteinander:

1. Lyc. hybr. $\frac{\text{hirt. mut. hannoviensis ♂}}{\text{hybr. pilzii ♀}}$ . . 11 Anpaarungen.

2. Lyc. hybr. $\frac{\text{hybr. pilzii ♂}}{\text{hirt. mut. hannoviensis ♀}}$ . . 15 Anpaarungen.

3. Lyc. hybr. $\frac{\text{pomonaria ♂}}{\text{hybr. pilzii ♀}}$ . . . . 7 Anpaarungen.

4. Lyc. hybr. $\frac{\text{hybr. pilzii ♂}}{\text{pomonaria ♀}}$ . . . . 3 Anpaarungen.

5. Lyc. hybr. $\frac{\text{hybr. pilzii ♂}}{\text{hybr. pilzii ♀}}$ . . . . 15 Kreuzungen.

6. Lyc. hybr. $\frac{\text{hybr. huenii ♂}}{\text{hybr. pilzii ♀}}$ . . . . 6 Kreuzungen.

7. Lyc. hybr. $\frac{\text{hybr. huenii ♂}}{\text{hirt. mut. hannoviensis ♀}}$ . . 2 Anpaarungen.

8. Lyc. hybr. $\frac{\text{hybr. huenii ♂}}{\text{pomonaria ♀}}$ . . . . 1 Anpaarung.

Um ferner konstatieren zu können, welche Anziehungskraft die Bastardweibchen besitzen, wurden 6 hybr. pilzii-Weibchen in einem Anflugkasten untergebracht, welcher in der Nacht vom 26. auf den 27. März an einer Eiche im Freien befestigt wurde. Am nächsten Morgen wurde denn auch ein hirtaria-Männchen bei ihnen im Kasten gefunden. Eines dieser Weibchen legte in der Folge eine kleine Anzahl Eier ab, die sämtlich sich nicht entwickelten.

Das Endergebnis dieser umfassenden, mühsamen Kreuzungsexperimente war ein überaus ungünstiges. Einmal lieferte nur

ein ganz verschwindender Bruchteil der massenhaft erhaltenen Eier Räupchen, weiter aber ging von diesem Brutmaterial — Eier wie Raupen — ein erheblicher Prozentsatz durch Unbilden der Witterung (Schneestürme und anhaltende kalte Winde) während des Monats April in den Zuchtbeuteln im Freien zu Grunde.

So kam es, daß von den im Freien gezogenen Bruten schließlich nur je drei Raupen aus den Anpaarungen No. 1 und No. 2 und zwei Raupen von No. 3 zur Verpuppung gelangten. Die Eier dieser „Biston"-Arten sind so dünnschalig und werden beim Ablegen so fest aneinander gekittet — von den Eiern der Bastardweibchen gilt natürlich das Gleiche — daß ein genaues Nachzählen der abgelegten Eier ohne Zerstörung vieler derselben nicht durchführbar ist. Dadurch wird eine genaue Angabe darüber, welcher Prozentsatz der Eier Raupen ergab, unmöglich. Auch verzehren die ausschlüpfenden Räupchen ihre Eierschalen, sodaß von ausgeschlüpften Eiern kaum kenntliche Spuren zurückbleiben. Es kann aber festgestellt werden, daß schätzungsweise 20—25000 Eier ausgesetzt wurden. Ca. 3000 aus den verschiedenen Bruten wurden zur Kontrolle zu Hause behalten. Von diesen haben sich 9 gefärbt, enthielten also sich entwickelnde Embryonen; zwei davon sind ausgeschlüpft. Eine Raupe starb ohne anzufressen, die zweite gedieh gut bis zum Verpuppungsstadium und ging dann ebenfalls zu Grunde.

Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle einiges über die Lebensfähigkeit der primären Bastarde zu sagen.

1. Die Eier, die von den mit artfremden Männchen gepaarten Weibchen stammen, sind in hohem Grade fruchtbar; auch ist die Eierzahl, die von den betreffenden hirtaria- resp. pomonaria-Weibchen gewonnen wird, eine durchaus normale. Eine nachherige Kontrolle zeigte, daß der Prozentsatz von nicht ausgeschlüpften Eiern bei allen Bruten, genuinen sowie hybriden, gleich gering war.

2. Die hybr. pilzii-, resp. hybr. huenii-Raupen sind sehr kräftig und lebensfähig; hinsichtlich der Zeit, die sie in diesem Stadium verbringen, siehe Kapitel VI, Textfig. 6.

3. Erst in dem Puppenstadium stoßen wir auf eine Anomalie. Die Männchen beider Bastarde, sowie die Weibchen des hybr. pilzii, verhalten sich wie die genuinen Falter, d. h. mit Ausnahme von ca. 15—20%, schlüpfen alle Falter nach einmaliger Ueberwinterung der Puppen aus. Von den hybr. huenii-Weibchen dagegen sind keine Falter nach der Ueberwinterung erschienen; erst im Herbst 1916 färbten sich einige Puppen zum Ausschlüpfen

im Frühjahr 1917.[1] Diese lange Puppenruhe der huenii-Weibchen hat Standfuß in seinen 1906 ausgeführten Bastardierungen auch gefunden (cfr. Anm. p. 9); auch fand er, daß schließlich (nach drei Jahren) der Rest der Puppen, ohne Falter zu liefern, zu Grunde ging. Dieses Verhalten der huenii-Weibchen gegenüber dem der übrigen Bastarde ist auffallend. Es ist schon öfters beobachtet worden, daß reziproke Bastarde diese oder ähnliche Verschiedenheiten zeigen, z. B. Drepana curvatula × falcataria, Pygaera curtula × anachoreta u. a. Diese Frage ist schon von Standfuß u. a. ausführlich erörtert worden; da in meinen Untersuchungen keine neuen Gesichtspunkte gewonnen wurden, möchte ich auf die betreffenden Schriften hinweisen.

Kapitel II.

Technik.

Die Untersuchung der inneren Anatomie beschränkte sich hauptsächlich auf das Herauspräparieren der Geschlechtsorgane. Den zur Untersuchung bestimmten Schmetterlingen wurde nach kurzer Betäubung im Cyankaliglase der Leib meistens dicht hinter dem zweiten Flügelpaar abgeschnitten. Der Leib wurde daraufhin in eine kleine Schüssel übertragen und mittels einer feinen Schere von der ventralen Seite geöffnet Dann wurde destilliertes Wasser dazu gegossen; nach Entfernung des Darmkanals und der Fettkörper wurde der Genitalknoten vorsichtig gelöst und mit Stecknadeln ausgesteckt. Handelte es sich um ein Männchen, wurden folgende Masse genommen:

1. Länge des Ductus ejaculatorius simplex, gemessen von der hinteren Incisura bis zur Stelle, wo er sich in die beiden Ductus ejac. duplices verzweigt.
2. Länge der Glandulae accessoriae, gemessen von der Incisura zwischen ihnen und dem Ductus ejac. dupl.

Hierauf wurde der Ductus ejac. simplex hinten durchgeschnitten und die gesamten inneren Genitalia 24—48 Stunden in Carnoy'scher Flüssigkeit fixiert, sodann in 80% Alcohol gut ausgewaschen und nachher in 80% Alcohol aufbewahrt. Die äußeren Geschlechtsorgane, Greifwerkzeuge etc. wurden einfach auspräpariert und in 90% Alcohol konserviert.

Bei der Behandlung der Weibchen wurden die inneren Or-

---

[1] März 1917 sind drei gut entwickelte ♀-Falter von hybr. huenii ausgeschlüpft. Von den übrigen Puppen sind die meisten noch am Leben.

gane in analoger Weise auspräpariert. Die bei ihnen genommenen Maße sind:

1. Länge des Oviductus simplex.
2. Länge der Ovarialschläuche.
3. Zahl der Eier in den Schläuchen.

Alle anatomierten Falter sowie ihre zur Aufbewahrung bestimmten Organe wurden mit Nummer und Datum versehen.

Da es sich später zeigte, daß das so gewonnene Material für das Studium der Spermatogenese unbrauchbar ist, wurden im Sommer 1916 die Hoden aus Puppen genommen und nach Fixierung in Carnoy'scher Flüssigkeit in Paraffin eingebettet und geschnitten. Bei diesen Lycia-Arten, bei denen eine lange Puppenruhe Regel ist — manche überwintern mehr als einmal — sind die aus Raupen gewonnenen Hoden ungünstig für das Studium von Reifeteilungen, weil sie noch nicht so weit vorgeschritten sind. Die Augen und Fühler der Puppen, die im nächsten Frühling Falter geben sollen, zeigen schon Ende Juli oder Anfang August des vorhergehenden Jahres eine dunkle Färbung. Viele Stichproben bei Puppen, die in den verschiedensten Entwicklungsstadien begriffen waren, zeigten, daß der Monat Juli die günstigste Zeit zum Schneiden der Hoden ist. Es sind in diesem Falle jene Puppen gemeint, die sich zu färben beginnen. Zu spät ist es jedoch, wenn schon eine Färbung der Flügel eingetreten ist. In diesem Falle enthalten die Hoden fast ausschließlich reife Spermatozoen. Um die Verson'schen Zellen (Apicalzellen) herum sind allerdings noch eine Anzahl Gonocyten vorhanden, aber letztere sind schon in der Degeneration begriffen; es liegen keine günstigen Bilder zum Studium der Reifungsvorgänge vor.

Es gehörte nicht in den Rahmen dieser Arbeit, die ganze Spermatogenese der betreffenden Lyciaarten und ihrer Bastarde genau darzustellen. Es war vor allem beabsichtigt, ihre Chromosomenzahlen zu vergleichen; daher versuchte man auch den cytologischen Teil der Untersuchung so einfach und einheitlich wie nur möglich zu gestalten. Die Hoden sind, wie oben erwähnt wurde, mit Carnoy'scher Flüssigkeit fixiert worden. Es wurde diese Fixierungsmethode gewählt, um eine leichte Vergleichung mit den Angaben Federleys zu ermöglichen, der diese Methode besonders für die Chromatinbestandteile des Kernes empfiehlt.

In den meisten Fällen waren die resultierenden Schnitte auch befriedigend. Ganze Hoden wie auch Schnittserien wurden mit Hämalaun gefärbt. Diese Behandlung genügte meistens, um die

Chromosomen stark sichtbar zu machen. Gelegentlich wurde Eosin gebraucht, um das Plasma zu tingieren. Die Schnittdicke betrug 4—7 μ.

Kapitel III.

A. Die äußere Erscheinung der Grundarten Lycia hirtaria Cl. und Lycia pomonaria Hb.

Lyc. hirtaria Cl. (cfr. Tafel I, Fig. 1 und 2) ist in Europa und Kleinasien überall verbreitet. Der Falter ist ziemlich variabel. Er ist in beiden Geschlechtern geflügelt, dabei ist das Weibchen stets schmalflügliger und dünner beschuppt als das Männchen, sodaß es dunkler und matter gezeichnet erscheint. Das Vorderflügelgeäder ist etwas inkonstant, aber meist ist der 1.—2. Subcostalast gestielt, wie auch bei pomonaria.

Die mut. hannoviensis Heym. (cfr. Taf I., Fig. 4 u. 5) ist etwas dichter beschuppt. Der Grundfarbe ist mehr Ockergelb beigemischt, die dunkeln scharfen Linien verwischen sich und bilden verschwommene Flecken.

Hirtaria Cl. sowie mut. hannoviensis Heym. sind beide stark behaart, jedoch nicht in dem Maße wie es bei pomonaria der Fall ist.

Lycia pomonaria Hb. (cfr. Taf. I, Fig. 24—28) ist in seiner Verbreitung viel mehr beschränkt als hirtaria und kommt hauptsächlich in Nordeuropa vor (ausgenommen England und Holland). In der Schweiz ist der Falter in den kälteren Lagen vorhanden, jedoch nur spärlich. Der männliche Falter ist geflügelt, der weibliche dagegen nicht.

Beim Männchen sind die Flügel schmal, die Fransen weiß oder weißlich; dort wo die Adern auslaufen, sind sie stark dunkel gescheckt. Die Haarbekleidung des Kopfes, des Körpers und der Beine ist stärker als bei hirtaria. Die Flügel sind dünner beschuppt und halb durchscheinend. Weißlich-grau ist die Grundfarbe; schwärzlich mit einigen gelben Schuppen, sind die Adern.

Das Weibchen von pomonaria ist nicht gänzlich flügellos, vielmehr sind noch deutliche Spuren von Flügeln in Gestalt von kurzen dicken Stümpchen vorhanden. Diese Flügelstummel sind, wie der übrige Körper, stark beschuppt und behaart; sie tragen an den Spitzen dichte Bündel langer Haare.

Da die Flügel des pomonaria-Männchens viel durchsichtiger sind als die des hirtaria-Männchens, könnte man annehmen, daß die Schuppen bei pomonaria schlanker oder kleiner sind. Bei Temperaturexperimenten geschieht es öfters, daß Schmetter-

lingspuppen, die einer zu extremen oder zu lange andauernden Temperatur ausgesetzt werden, Falter liefern, deren Flügel viel durchsichtiger sind als die der normalen Falter. Die Ursache dieser Erscheinung ist eine Stockung oder starke Störung der Entwicklung, die zur Folge hat, daß die Schuppen dünn und schmal werden, ein glasiges Aussehen der Flügel hervorrufend.

Der Unterschied zwischen pomonaria und hirtaria hat nicht dieselbe Ursache. Die Schuppen von pomonaria ähneln stark denen von hirtaria und sind wenigstens ebenso dick und breit. Ein greifbarer Unterschied zwischen den beiden Arten ist nicht zu konstatieren. Die Durchsichtigkeit des pomonaria-Flügels hat seine Ursache darin, daß die Schuppen bei pomonaria in viel geringerer Zahl vorhanden sind.

Die männlichen Fühler der beiden Arten zeigen Unterschiede, die mit der übrigen Erscheinung im Einklang stehen. Der Fühlerschaft ist bei beiden Arten auf der Innenseite zwischen den Zähnen von hellgrauer Farbe. Bei pomonaria ist zwischen dieser hellen Zone und dem übrigen hellbraunen Teil eine deutliche Grenzlinie zu sehen. Bei hirtaria ist diese Grenze von vielen Schuppen bedeckt; dieselbe Abgrenzung ist jedoch bei Fühlern zu beobachten, die durch Mißhandlung oder sonstwie ihre Schuppen verloren haben. Außerhalb dieser Linie ist der Fühlerschaft selbst hellbraun; dunkelbraune, fast schwarze Ringe trennen die Fühlerglieder von einander. Bei hirtaria sind die Fühlerschafte mit Schuppen dicht besetzt, diese sind meist dunkelgrau bis tiefschwarz. Gelblichweiße Schuppen liegen vereinzelt oder in kleinen Gruppen dazwischen. Wie zu erwarten ist, sind bei pomonaria die Schäfte fast nackt. Die wenigen vorhandenen Schuppen sind meist von heller Farbe; dunklere Schuppen treten nur vereinzelt auf.

Bei hirtaria sind die Zähne der Fühler ungefähr doppelt so lang wie bei pomonaria. Die Fühlerzähne beider Falter tragen eine doppelte Reihe feiner Sinnesborsten, von der Basis bis zur Spitze des Zahnes. Die Zähne erreichen ihre größte Länge ungefähr in der Mitte der Fühler, von da an verkürzen sie sich allmählich bis zum 10. oder 11. Glied (von der Spitze des Fühlers gezählt), wo sie dann fast verschwinden. Die Endglieder der Fühler, zehn oder zwölf in der Zahl, sind zahnlos.

B. Die äußere Erscheinung der Bastarde.

Abgesehen von der oben erwähnten Spaltung in zwei Reihen (hell und dunkel) sind die Bastarde Lyc. hybr. pilzii Stdfs. sowohl als Lyc. hybr. huenii Obthr. ungemein konstant; diese Spaltung ist auf den heterozygotischen Charakter des Vaters

resp. der Mutter zurückzuführen: Lyc. hirt. mut. hannoviensis. Die Männchen sind fast so dicht beschuppt wie bei hirtaria; die Fühler von hirtaria haben mehr Aehnlichkeit mit ihnen als die Fühler von pomonaria. Alle untersuchten männlichen Fühler waren auf den Schäften dicht beschuppt und in dieser Hinsicht von hirtaria-Fühlern nicht zu unterscheiden. Die Länge der Zähne ist intermediär zwischen pomonaria und hirtaria.

Die Fühler der pilzii-Weibchen ähneln sehr stark denen von hirtaria.

Was die Körpergröße und Flügelspannweite anbetrifft, nehmen dieselben eine Zwischenstellung zwischen beiden Eltern ein.

Leider sind aus diesen Zuchten von den Bastardweibchen bis jetzt nur diejenigen erschienen, die von hybr. pilzii abstammen. Es haben sich während der Abfassung dieser Arbeit eine Anzahl weiblicher Puppen von hybr. huenii zur Schlüpfung im Frühjahr umgefärbt.

Die pilzii-Weibchen haben kurze spitze Flügel von sehr verschiedenen Umrissen. Bei manchen ist der Außenrand des Vorderflügels gerade, bei andern konkav, bei andern wieder konvex. Manchmal sind die Flügel lang und schmal, dann wieder kurz und verhältnismäßig breit, sehr oft sind sie asymmetrisch.

Flügellosigkeit ist bei Schmetterlingen im Allgemeinen und ganz gewiß auch bei pomonaria, eine sekundäre, erdgeschichtlich jüngere Erscheinung. Zudem sind nur die pomonaria-Weibchen flügellos; die Männchen haben immer Flügel; dem Schreibenden ist eine Abweichung von dieser Regel nicht bekannt. Also hat die Species pomonaria in ihrer erdgeschichtlichen Entwicklung einen Charakter erworben, welcher beim weiblichen Geschlecht sekundärer Charakter ist und zwar geschlechtsgebundener Charakter.

Aus den Untersuchungen von Seiler (1914) geht hervor, daß sich die Lepidopteren z. B. von Orthopteren dadurch unterscheiden, daß bei den Lepidopteren nicht das männliche, sondern das weibliche Geschlecht digametisch ist. Seiler fand in der einen Hälfte der reifen weiblichen Keimzellen ein Chromosom mehr als in den männlichen. Bei Phragmatobia fuliginosa fand er z. B. bei den Männchen 28 Chromosomen, bei den Weibchen hingegen 29 und 28. Im diploiden Stadium waren bei den Männchen zwei Heterochromosomen vorhanden, die er x-Chromosomen nannte; im selben Stadium fand er beim Weibchen außer einem x-Chromosom ein anderes Hetero-Chromosom vor, das sich außerhalb der Aequatorialplatte in zwei Teile spaltete. Durch diese Spaltung erklärt sich das überzählige weibliche Chromosom. Er nannte es y-Chromosom zum Unterschied vom männlichen

x-Chromosom. Nehmen wir nun an, daß die gleiche Zusammensetzung der Kerne auch für die behandelten Falter gilt, so können wir auch hier annehmen, daß im diploiden Stadium die Männchen zwei x-Chromosomen, die Weibchen hingegen ein x- und ein sich unter Umständen spaltendes y-Chromosom besitzen. Die beiden Kreuzungen, sowohl pomonaria ♂ × hirtaria ♀ als auch hirtaria ♂ × pomonaria ♀, erzeugen Nachkommenschaften, bei denen die Weibchen als „halbgeflügelt" bezeichnet werden können. Es muß daher angenommen werden, daß die Unterdrückung des vollen Flügelwachstums sowohl durch pomonaria ♂♂ als auch durch pomonaria ♀♀ vererbbar ist.

Bei den Bastarden kommen weder vollgeflügelte noch ganz ungeflügelte Weibchen vor. Weiterhin muß auch angenommen werden, daß alle pomonaria-Gameten — seien sie nun von einem Weibchen oder von einem Männchen — in Bezug auf dieses Merkmal wahrscheinlich gleich sind. Mit anderen Worten, wenn wir dieses Merkmal — Unterdrückung des Flügelwachstums — mit dem Buchstaben A bezeichnen, dann sind beide, Männchen und Weibchen der pomonaria-Art, homozygotisch hinsichtlich A und müssten in ihren Erbformeln mit AA geschrieben werden. Um noch erklären zu können, weshalb nur die Weibchen und nicht die Männchen von pomonaria Flügellosigkeit zeigen, könnte man annehmen, daß A oder AA nur in Gegenwart von einem y-Chromosom zur Geltung kommt.

Pomonaria hätte also folgende Konstitution:

	♂-Geschlecht (monogametisch)	♀ Geschlecht (digametisch)
	AAxx[1]	AAxy
Gameten:	Ax	Ax und Ay

Nachkommenschaft: 50% AAxx = Männchen und 50% AAxy = Weibchen.

Bei hirtaria, wo dieses Merkmal gänzlich fehlt, könnte man die Konstitution folgendermaßen ausdrücken:

---

[1] Dieses Zusammenwürfeln von einem Erbfaktor und Chromosomen ist nicht nach der Regel und könnte etwas befremden. Dagegen kann darauf hingewiesen werden, daß kein geringerer als Arnold Lang sich folgendermaßen verlauten läßt: „Nicht sowohl die Gene selbst, als die Vehikel der Gene, die Chromosonen, sind es, welche mendeln." (Experiment. Vererbungslehre, 1914, Bd. I, p. 116). Ferner handelt es sich hier nur um einen Faktor (Unterdrückung des Flügelwachstums), welcher sich unter gewissen Umweltbedingungen (Vorhandensein oder Fehlen des y-Chromosomes im gleichen Kern) verschieden verhält.

	♂ Geschlecht. (monogametisch)	♀ Geschlecht. (digametisch)
	aaxx	aaxy
Gameten:	ax	ax u. ay

Nachkommenschaft: 50% aaxx = Männchen und 50% aaxy = Weibchen.

Die Kreuzungsprodukte wären dann:

1. hirtaria ♂ × pomonaria ♀ (= hybr. pilzii).
   50% Aaxx = Männchen (geflügelt)
   und 50% Aaxy = Weibchen (halbgeflügelt).
2. pomonaria ♂ × hirtaria ♀ (= hybr. huenii).
   50% Aaxx = Männchen (geflügelt)
   und 50% Aaxy = Weibchen (halbgeflügelt).

Im Gegensatz zu den pomonaria-Weibchen wären also die Bastardweibchen Heterozygoten in Bezug auf das Merkmal A. Dies würde die Tatsache erklären, daß bei ihnen das Flügelwachstum nicht gänzlich unterbleibt. Dies ist vielleicht auch der Grund des verschiedenen Aussehens der Flügel bei verschiedenen Individuen. Wahrscheinlicher ist, daß die Variabilität mit der Tatsache in Zusammenhang steht, daß es sich hier um das Produkt einer Kreuzung zweier Arten handelt.

Fassen wir zusammen: die Bastardmännchen stehen, Beschuppung, Fühler und allgemeine Erscheinung betreffend, den hirtaria-Faltern viel näher als den pomonaria. Da hirtaria sehr wahrscheinlich auch die erdgeschichtlich ältere Art ist, wäre dies eine Bestätigung des ersten Teiles des Standfuß'schen Satzes, daß „in der Nachkommenschaft hybrider Paarung die phylogenetisch ältere Art ihre physiognomischen, biologischen und physiologischen Eigenschaften besser zu bewahren vermag, als die phylogenetisch jüngere Art."

Die Bastardweibchen verhalten sich wie die Männchen in Bezug auf Beschuppung und Fühler. Hinsichtlich der Beflügelung ist es schwerer ein Urteil abzugeben; doch machen die Weibchen den Eindruck, als stünden sie ungefähr intermediär zwischen beiden Elternarten.

Kapitel IV.

Die Geschlechtsorgane.

Es ist notwendig, den Bau dieser Organe in einem besonderen Kapitel zu behandeln, da sie für die Fortpflanzung der Art von großer Bedeutung sind und ihre enge Beziehung zur Bastardierung klar einzusehen ist.

Zur leichteren Verständlichkeit möchte ich die Struktur der Organe in zwei getrennten Abschnitten behandeln. Der erste Abschnitt wird von den äußeren Genitalien, von den Kopulationsorganen, handeln, die für die Kreuzung eine mehr mechanische Bedeutung haben, der zweite Abschnitt jedoch wird von den inneren Genitalien handeln, von der Keimdrüse, den Ausführgängen und accessorischen Drüsen, die zu ihr gehören.

I. Die Kopulationsorgane.

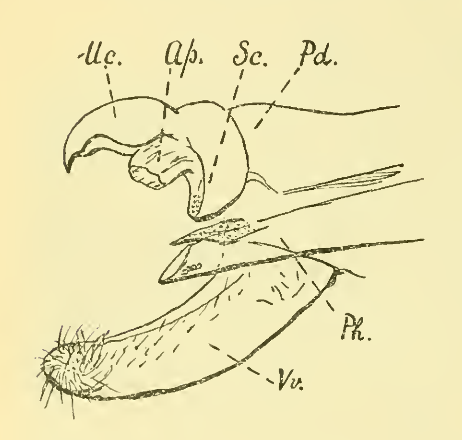
Die Untersuchung der Bursa copulatrix der Weibchen ist mit großen Schwierigkeiten verbunden; man kann zu irgend einem greifbaren Resultat nicht kommen. Daher wurde auf diese Untersuchung verzichtet; nur die sogenannten Greifwerkzeuge der Männchen sollen hier behandelt werden.

Die männlichen Greifwerkzeuge wurden herauspräpariert und konserviert, auf die in Kapitel III beschriebene Art. Dann wurden sie nach der Methode von Rud. Standfuß (1914) weiterbehandelt. Diese Methode besteht hauptsächlich darin, daß man von Mazeration in Kalilauge absieht, die Objekte direkt entwässert und aufhellt. Die hier so wichtigen Haare und Schuppen bleiben auf diese Weise unversehrt. Später gebrauchte ich mit dem besten Erfolge das Einschlußmittel von Dr. Fehlmann, Privatdozent an der E. T. H. Man kann frisches oder in Alkohol konserviertes Material in Wasser überführen und es dann sogleich in das Einschlußmittel einbetten. Das Präparat ist nach 48 Stunden hart. Zugleich ist diese Flüssigkeit auch zur Aufhellung günstig, Präparate die mit Fehlmann'schem Einschlußmittel hergestellt wurden, waren nach einigen Tagen heller als die in Canada-Balsam eingebetteten Präparate. Die Greifwerkzeuge von altem, bereits trockenem Faltermaterial wurden zuerst 12 Stunden lang in 1—2% Kalilauge aufgeweicht, in Wasser gut ausgewaschen und dann eingeschlossen.

a) Die Kopulationsorgane der Grundarten.

Man könnte fast sagen, die äußeren Genitalien der Männchen seien bei unseren Arten rein schematisch im Bau. Wir unter-

scheiden außer dem eigentlichen Begattungsgliede einen dorsalen unpaaren, und einen lateralen paarigen Bestandteil. Der erstere, der „Penisdeckel" (Textfig. I, Pd. u. Taf. 3 Fig. 2) lässt wiederum in sehr einfacher Weise Uncus (Uc.) und Scaphium (Sc.) erkennen. Sie sind zwei zahnartige Vorsprünge, die ihrer Gestalt nach an einen Papageischnabel erinnern. In kontrahiertem Zustande wird der Uncus stark herabgekrümmt, sodaß seine Spitze auf die Innenfläche des Scaphiums zu liegen kommt. An dieser Stelle ist das Scaphium mit vielen kleinen chitinösen Zähnchen armiert. In der Vertiefung zwischen Uncus und Scaphium mündet der Enddarm nach außen auf einer oft deutlich hervortretenden Afterpapille (Ap.). Der gesamte Apparat ist auf Kosten des 9. und 10. Abdominalsegmentes gebildet, (cfr. Bugnion), und zwar sind Uncus und Scaphium als Reste oder Vorsprünge eines in



Textfig. 1. Schema der männlichen Kopulationsorgane v. Lycia. Vergr. NB. In der Zeichnung sind die rechte Valve, sowie die Schuppen und Haare weggelassen.

Ap. Afterpapille, Pd. Penisdeckel, Ph. Penishülse, Sc. Scaphium, Uc. Uncus, Vv. Valve.

das Bereich des 9. während der Entwicklung hineingezogenen 10. (Anal-) Segmentes aufzufassen. Letzterem würde die proximale Region (Tegmen) des Penisdeckels entsprechen.

Die sogenannten Valven sind paarig. Ihrem Ursprung nach sind sie Anhänge, welche an den Seiten, unterhalb der Mitte, angebracht sind. Die Valve von hirtaria oder pomonaria ist ein einfaches Gebilde. Die Innenfläche ist nicht mit Haaren oder Schuppen bedeckt, sondern mit einer Anzahl steifer Borsten oder Dornen. Diese dienen als „Klammerorgane". Die leicht gekrümmte Valve ist außen schwach gewölbt und trägt einen dichten Ueberzug von Schuppen und langen Haaren.

Der Penis und die Penishülse (Ph.) sind zwischen den beiden Valven angebracht (Taf. 3. Fig. 8 und 9). Sie bilden die Verlängerung des Ductus ejac. simpl. Der eigentliche Penis, der

im Ruhezustande stets in der Penishülse geborgen liegt, ist ein ausstülpbares, weiches Organ. Ueber seinen komplizierten Bau und Mechanismus finden wir in der Arbeit von Stitz (1900) genügenden Aufschluss. Die Penishülse besteht aus einer chitinigen Röhre, welche vorn eine ovale Oeffnung mit schwach hervorspringender Unterlippe besitzt. Oberhalb dieses Endabschnittes liegt eine gebogene Chitinplatte, die bei gewissen „Biston"-Arten mit kleinen Zähnchen armiert ist. In der Medianebene und zwar an der Stelle, an der die Unterlippe der Hülse in den weichen Penis übergeht, ist eine chitinische Verdickung der Peniswand vorhanden; in diese Verdickung sind einige kräftige Dornen eingepflanzt; im Ruhezustaude liegen sie eng zusammen, mit ihren Spitzen nach außen gerichtet. Bei ausgestülptem Penis dreht sich dieses Gebilde, das Raphe genannt wird, um sein Distalende, wobei die Spitzen der Dornen in der entgegengesetzten Richtung und nach unten gerichtet werden. Das Ganze bildet also ein kräftiges Klammerorgan, das mit dem Penis in die Scheide des Weibchens eingeführt wird.

Bei den Valven der beiden Arten war außer dem Grad der Behaarung kein durchgreifender Unterschied zwischen hirtaria und pomonaria zu konstatieren. Die Valven von pomonaria (Taf. 2, Fig. 2 u. 3) sind meistens breiter und nicht so lang wie diejenigen von hirtaria (Taf. 2, Fig. 8). In der Nähe des konkav gebogenen Randes und parallel zu diesem läuft ein deutlicher Grat, welcher bei hirtaria in der Regel besser ausgebildet ist als bei pomonaria. Die Spitze der Valve trägt an der Innenseite einen deutlichen Wulst, auf diesem befindet sich ein „Wirbel" von langen dünnen Dornen. Fast die ganze Innenfläche der Valven ist von kleineren, unregelmäßig verstreuten Dornen bedeckt, die in der Nähe des oben erwähnten Grates meist länger und dichter stehen. Die äußere Fläche der Valven ist sehr dicht mit Schuppen und langen Haaren überzogen. Die Schuppen sind nach unten gerichtet, die untersten überragen den ventralen, konvex gebogenen Rand. Bei hirtaria sind diese Schuppen lang, dünn und haarähnlich. Bei pomonaria dagegen sind dieselben fast so kurz uud fest wie längere Flügelschuppen. Bei pomonaria sind die Haare in viel größerer Menge vorhanden als bei hirtaria.

Die beiden Valven könnten folgendermaßen charakterisiert werden: 1. bei pomonaria ist die Valve ein breites, festes Gebilde, das sehr dicht behaart und beschuppt ist; 2. bei hirtaria ist sie schlanker und weniger fest; sie ist zwar ebenso dicht beschuppt, die Schuppen selbst jedoch sind schlanker, treten daher nicht so stark hervor wie bei pomonaria; auch ist die Anzahl der Haare eine viel geringere.

b) Die Kopulationsorgane der Bastardmännchen.

In seiner Arbeit über die Schwärmerbastarde war Roepke (l. c.) in der Lage über allerhand umgestaltete und merkwürdige Kopulationsorgane zu berichten. Bei den Bastarden, pilzii und huenii, dagegen ist die Untersuchung ganz anders ausgefallen. Mit Ausnahme von zwei Fällen, die für sich allein behandelt werden sollen, hatten alle untersuchten Bastardmännchen ganz normal ausgebaute Kopulationsorgane. Von dem Bastarde pilzii wurden 25, und von huenii 16 Stück, mikroskopisch untersucht. Eine große Anzahl beider Falter wurde einfach mit der Lupe abgesucht, um etwa vorhandene Abnormitäten zu finden. Penisdeckel und Penishülse sahen genau so aus wie die gleichen Organe bei hirtaria und pomonaria. Betreff der Valve, wo ein Unterschied in der Behaarung und Beschuppung zwischen beiden Elternarten zu beobachten war, verhielten sich die Bastarde mehr oder weniger intermediär.

Die erste der zwei Ausnahmen bildet ein gynandromorpher hybr. pilzii-Falter. Er starb leider schon in der Puppe, wurde aber trotzdem ausgeschält und gespannt. Der Falter war vollständig in eine rechte männliche und eine linke weibliche Hälfte geteilt. Der rechte Fühler war genau wie ein gewöhnlicher männlicher Fühler; der linke war ungekämmt und in jeder Einzelheit einem weiblichen Fühler gleich. Die rechten Flügel waren ziemlich groß und wie männliche Flügel beschuppt und gezeichnet, trotzdem sie nicht vollständig ausgewachsen waren. Die Flügel der linken Seite glichen denen eines pomonaria-Weibchens.

Das Kopulationsorgan dieses Falters ist von männlichem Typus. Der etwas nach links liegende Penisdeckel (cfr. Taf. 3, Fig. 4) ist asymmetrisch gebaut und zwar derart, daß das Tegmen an der linken Seite weit herunter ragt und einen eigenartigen Anhang besitzt. Der Uncus wie auch das Scaphium erscheinen an dieser Stelle abgeflacht. Die Spitze des Uncus ist lang und besitzt nicht jene eleganten Kurven, die beim normalen Uncus vorkommen. Die linke Valve ist ganz normal. An der rechten Seite befinden sich dagegen zwei Valven (cfr. Taf. 2, Fig. 11), wovon die ventralwärts gelegene anscheinend normal ist. Zwischen ihr und dem Penisdeckel ist eine überzählige Valve von viel geringerer Größe eingeschoben. Der vorher erwähnte Anhang des Tegmens stellt wahrscheinlich eine ähnliche zweite Valve der linken Seite dar, die in ihrer Entwicklung zurückgeblieben ist. Die Oeffnung der Penishülse ist nach außen stark asymmetrisch; dies ist ihre einzige Abnormität. Die Raphe ist normal.

Die zweite Ausnahme bildet ein hybr. pilzii-Männchen. Außer einer etwas breiten Spitze zeigen die Valven dieses Falters nichts außergewöhnliches. Auch der Penis und die Penishülse weichen nicht vom Normalen ab. Um so auffallender dagegen verhält sich der Penisdeckel; der Uncus nämlich trägt eine gegabelte Spitze (cfr. Taf. 3, Fig. 6). Die Spitze des Scaphiums ist dementsprechend auch etwas in die Breite gezogen.

Die Abnormität der beiden obigen Fälle bestand in einer Verdoppelung gewisser Teile des Kopulationsorganes. In dieser Verdoppelung jedoch sind zwei Fälle zu unterscheiden, die sowohl der Ursache nach als auch der Ausbildung nach verschieden sind. Im ersten Fall, wo es sich um den Zwitter handelt, sind es die Valven, die verdoppelt sind. Dies könnte auf folgende Art erklärt werden. Bei den Männchen der Schmetterlinge werden die Kopulationsorgane aus dem 9. und 10. Abdominalsegment aufgebaut: bei dem Weibchen dagegen ist auch das 8. Abdominalsegment mit inbegriffen. Es ist also möglich, daß bei dem vorliegenden Tier eine Neigung bestünde, auch das 8. Segment zur Bildung der Kopulationsorgane zu benützen. Die beim Zwitter vorhandene Verdoppelung könnte auf diese Weise zustande kommen.

Im zweiten Falle ist die sonst ungespaltene Spitze des Uncus in zwei Teile gespalten, es handelt sich unzweifelhaft um ein Männchen, daher kann eine Erklärung, welche sich auf Zwitterbildung stützt, nicht in Betracht kommen. Die Sache schien zuerst ganz rätselhaft und nur durch ein unbefriedigendes Schlagwort — „Folge der Bastardierung" — erklärbar. Als später die Greifwerkzeuge der übrigen „Biston" untersucht wurden, fand man, daß daß diese Arten nach Beschaffenheit ihrer Greifwerkzeuge in drei Gruppen geteilt werden können, von denen die erste und letzte Gruppe, hispidaria und stratariabetularia, gespaltene Uncusspitze besitzen, während bei pomonaria-hirtaria (Lycia) eine Spaltung nicht zu beobachten ist (cfr. Anhang). Wie Harrison in seinen Arbeiten nachweist, ist hirtaria unzweifelhaft als Stammform der Lycia-Gruppe anzusehen. Ferner ist hirtaria ihrerseits als eine Abzweigung der echten Biston-(betularia)-Gruppe zu betrachten, welche sich im Laufe der Zeit statt eines doppelten, einen einfachen Uncus erworben hat. Bekanntlich treten bei den Nachkommen von Artkreuzungen öfters sehr alte Gattungs-, sogar Familienmerkmale auf, die bei keiner der beiden Etlernarten mehr vorhanden waren. Standfuß beobachtete mehrmals diese Erscheinung und nannte sie „Archaiomerie".

Es wäre also nicht ausgeschlossen, daß es sich bei dem oben erwähnten pilzii-Männchen auch um eine solche Erscheinung handelt. Standfuß nahm an, die Ursache der Archaiomerie sei

darin zu suchen, daß uralte Anlagen, zu schwach um bei den einzelnen Elternarten zum Ausdruck zu kommen, bei der Bastardierung vereint werden und unter günstigen Bedingungen dennoch zur Geltung kommen können.

II. Die inneren Geschlechtsorgane.

Die soeben besprochenen äußeren Organe sind nach allen Erfahrungen im Rahmen der Art sehr konstant, wahrscheinlich um willkürlichen Bastardierungen in der Natur vorzubeugen; in den inneren Genitalien herrscht eine verhältnismäßig viel größere Variation. Diese haben die Aufgabe die Keimprodukte und deren Medium zu liefern und sie nach außen zu leiten. Dementsprechend unterscheiden wir am inneren Genitalapparat:

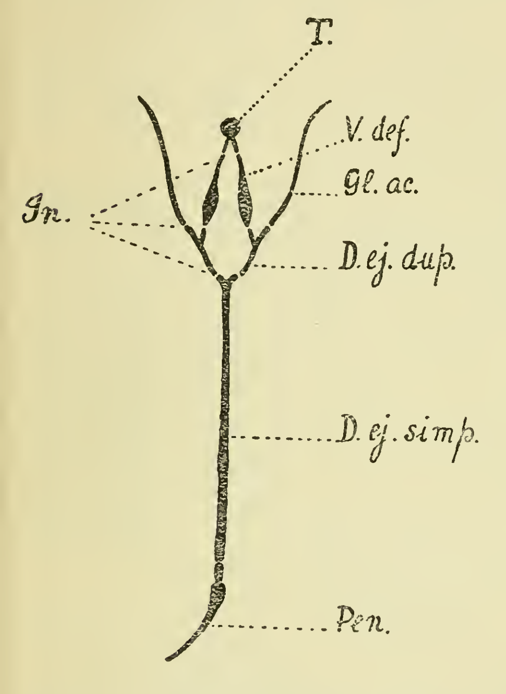
I. den Hoden oder das Ovar (das keimbereitende Organ).
II. die ausführenden Gänge.
III. die accessorischen Drüsen.

A. Die männlichen Organe.

In seiner Arbeit über die Smerinthus-Bastarde schildert Roepke (l. c.) die Anatomie der inneren männlichen Organe so vortrefflich, daß eine genaue Beschreibung hier nicht am Platze wäre. Bei den Lycia-Arten ist alles in kleinerem Maßstabe vorhanden, sonst gilt für sie dasselbe wie für die Smerinthus-Arten. Die folgende Schilderung lehnt sich im Allgemeinen an die ausführlichere Schilderung Roepke's an.

Die Textfigur 2 ist eine mehr oder weniger diagrammatische Darstellung. Die Masse sind Mittelwerte, welche aus den verschiedenen Größen der untersuchten Organe berechnet wurden. Der Hoden der Lycia-Arten ist im Imaginalstadium unpaar, von kugeliger Gestalt und gelblichweißer Färbung. Sein Durchschnitt ist höchstens 1,5 mm. Die beiden Vasa deferentia verlassen ihn am gleichen Pol. Diese Vasa deferentia verdicken sich allmählich nach unten zu, um dann wieder plötzlich dünner zu werden. Bei Smerinthus soll diese Anschwellung mehr in der Mitte des Vas. def. liegen. Roepke nennt sie „Ampulle" und lehnt die Bezeichnug „Vesicula seminalis" für dieses Gebilde ab. Seine Gründe hiefür sind: 1. „Die Samenflüssigkeit passiert diese Gebilde, bevor das Sekret der Gland. access. sich ihr beigemischt hat" (p. 16.). 2. Kurz vor seinem Ende besitzt der Ductus ejac. simplex eine seitliche Anschwellung und diese „verdient mit Recht die Bezeichnung Vesicula seminalis, dient sie doch als Reservoir für die nun vollends ausgereifte Samenflüssigkeit, die von hier aus auf nur noch ganz kurzem Wege nach außen gelangt" (p. 17).

Leider ist es unmöglich, Roepke hier zu unterstützen, weil die Verhältnisse bei Lycia es nicht zulassen. 1. Trotz genauem Nachsehen war es unmöglich, diese untere, seitliche Anschwellung des Duct. ejac. simpl. bei Lycia zu finden. 2. Bei allen anatomierten Tieren waren die Vasa deferentia prall aufgefüllt mit einer allem Anschein nach vollständigen Samenflüssigkeit. Wurden die „Ampullen" (Roepke) zufälligerweise bei der Präparation beschädigt, entleerte sich der ganze Inhalt



Textfig. 2. Schema der männlichen Genitalia von Lycia. Vergr. 2 : 1.

D. ej. dupl. Duplex ejaculatorius duplex.

D. ej. simpl. Duct. ejac. simplex

Gl. ac. Glandula accessoria

In. Incisura, Pen. Penis

T. Hoden

V. def. Vas deferens

des Genitaltractus an dieser Stelle. Diese Eigenschaft lässt auf eine vollständige Bewegungsfreiheit der Samenflüssigkeit schließen. Es scheint leicht möglich, daß gerade an diesem Orte die Durcheinandermischung der Produkte der Glandulae accessoriae mit denen des Hodens am besten vor sich geht. 3. Die Verschiedenheit in der Entfernungder Ampulle resp. Vesicula vom Penis ist nicht von solch großer Bedeutung, wie Roepke zu meinen scheint; bei den lang andauernden Copulae, die bei den meisten Schmetterlingen stattfinden, wird diese Entfernung nicht viel in Betracht kommen.

Jedes Vas deferens mündet in das obere Drittel eines kurzen Schlauchstückes — des Ductus ejaculatorius duplex (Roepke, Cholokowsky), der am oberen Ende in die Glandula accessoria übergeht. Unten vereinigen sich die beiden Duct. ejac. dupl. zu einem gemeinsamen Ductus ejac. simplex, welchem sich dann der Penis anschließt.

Wie Roepke für Smerinthus berichtet, finden sich auch bei Lycia verschiedene Einschnürungen — Incisurae (Roepke). Bei Lycia konnten deren neun nachgewiesen werden; jedes Vas deferens zeigte eine obere und eine untere Einschnürung — je bei Beginn und Ende der Anschwellung. Die Grenze zwischen Duct. ejac. duplex und Gland. accessorius ist mit einer Incisura markiert; kurz vor der Vereinigung tragen die beiden Duct. ejac. duplices je eine Incisura. Endlich zeigt das Vas. def. simpl. eine Incisura gerade oberhalb des Penis.

Die Histologie des männlichen Geschlechtsapparates wurde nicht in Betracht gezogen, da für die Frage der Bastardierung das Chromosomenverhalten bei der Spermatogenese allein wichtig zu sein schien. Die Befunde in dieser Richtung werden in einem späteren Kapitel mitgeteilt. Schon Roepke hat mit Recht hervorgehoben, daß die auffallende Variation der inneren männichen Geschlechtsorgane wichtig ist. um die Eigenart der Arten festzustellen. Zudem bietet es keine großen Schwierigkeiten, eine solche Untersuchung durchzuführen. Da die Roepke'schen Resultate bei den Männchen deutlich zeigen, daß eine gewisse Korrelation bestehe zwischen den verschiedenen Abschnitten bei demselben Individuum, da ferner das Gleiche auch bei Lycia gefunden wurde, werden im Folgenden nur die Zahlen für den Duct. ejac. simplex wiedergegeben, der wegen seiner Länge am wenigsten Berechnungsfehlern unterliegt.

Der leicht gestreckte Duct. ejac simplex wurde vor der Fixierung von der unteren Incisura bis zu der Stelle wo er sich in die zwei Duct. duplices verzweigt, mit dem Zirkel abgemessen. Da es fast unmöglich ist, den Ductus ganz gerade zu ziehen, ohne ihn zu zereissen, sind kleine Ungenauigkeiten nicht ausgeschlossen; im Allgemeinen sind diese Zahlen jedoch zuverläßig.

Länge des Duct. ejac. simpl. bei

a) den genuinen Männchen:

hirtaria			pomonaria		
Nr.	1	15,5 mm	Nr.	1	16 mm
„	2	16 „	„	2	16 „
„	3	16 „	„	3	17 „
„	4	17 „	„	4	18 „
„	5	18 „	„	5	18,5 „
„	6	19 „	„	6	19 „
„	7	20 „	„	7	19 „
„	8	21 „	„	8	19 „
„	9	21 „	„	9	21 „
„	10	23 „	„	10	19,5 „
			„	11	20 „
			„	12	23,5 „
			„	13	25 „

b) den Bastardmännchen:

hybr. pilzii			hybr. huenii		
Nr.	1	13 mm	Nr.	1	8 mm
„	2	21 „	„	2	22 „
„	3	21 „	„	3	23 „
„	4	22 „	„	4	24 „
„	5	24 „	„	5	24 „
„	6	24 „	„	6	25 „
„	7	24,5 „	„	7	25 „
„	8	24,5 „	„	8	28 „
„	9	25 „			
„	10	25 „			

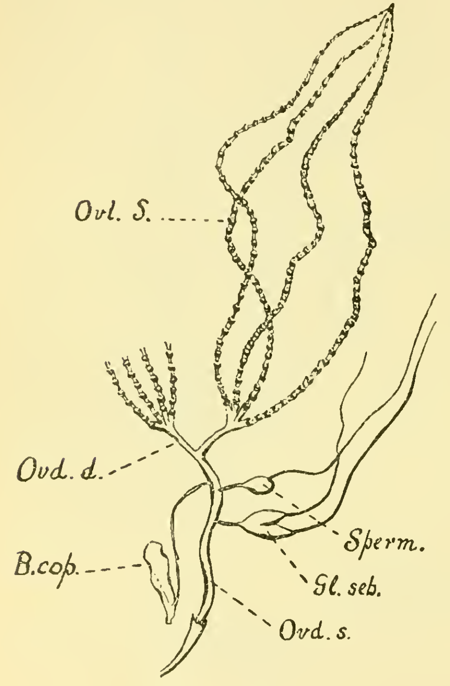
Mittelwerte:

hirtaria	18,6 mm
pomonaria	19,2 „
hybr. pilzii	22,4 „
hybr. huenii	22,4 „

B. Die weiblichen Organe.

Wie bei den Männchen, so ist auch bei den Weibchen eine ziemlich große Variabilität der inneren Geschlechtsorgane vorhanden. Der normale Bau der Genitalien bei den genuinen Weibchen ist in Textfig. 3 veranschaulicht. Wir unterscheiden zwei Ovarien, bestehend aus je vier Ovarialschläuchen (Ovl. S.). Die vier Schläuche der einen Seite vereinigen sich zu einem

kurzen, etwa 3—4 mm langen Oviductus duplex (Ovd. d.). Die beiden Oviduct. duplices vereinigen sich sodann im Oviductus simplex (Ovd. s.), welcher nach einem geschlängelten Lauf sich an das proximale Ende des Legerohres anschließt. Nicht weit unterhalb der Vereinigung der beiden Oviduct. duplices münden drei dünne Gänge in den Oviduct. simpl. Der erste Gang geht von der Begattungstasche (Bursa copulatrix, B. cop.) aus und wird durch die männliche Flüssigkeit auf ihrem Wege zur Spermatheca passiert. Die Oeffnung des zweiten Ganges liegt meistens



Textfig. 3. Schema der weiblichen Genitalia von Lycia. Vergr. Im Schema ist nur das linke Ovar in seiner ganzen Länge gezeigt.

B. cop. Bursa copulatrix
Ovd. d. Oviductus duplex
Ovd. s. Oviductus simplex
Ovl. S. Ovarialschlauch
Gl. seb. Glandula sebacea
Sperm. Spermatheca

ein wenig weiter unten und an der entgegengesetzten Seite des Oviductus, dieser Gang führt zur Spermatheca (Sperm.). Ein wenig unterhalb der Spermatheca mündet der Ausfuhrgang einer zweiteiligen Glandula sebacea (Gl. seb.).

Um ein Urteil über die Fruchtbarkeit der verschiedenen Weibchen zu bekommen, wurden die Ovarien vorsichtig herauspräpariert und die Zahl der vorhandenen Eier in einigen Schläuchen festgestellt. Da man oft keine Korrelation zwischen Eierzahl und Länge des Schlauches finden konnte (besonders bei Bastardweibchen) wurde auch die durchschnittliche Länge

der Schläuche in einem Ovar gemessen. In einigen speziellen Fällen sind auch Zeichnungen angefertigt worden. Bei einzelnen Individuen sind auch alle Abschnitte des ganzen Systems gemessen worden.

In folgender Tabelle sind alle Befunde bei den einzelnen Tieren angeführt.

Lycia hirtaria Cl. Weibchen.

	Eier in einem Ovl.-Schlauch	Länge der Ovl.-Schläuche	Länge des Ovid. simpl.
No. 1	—	—	10 mm
„ 2	193, 189, 197	70 mm	12 „
„ 3	111, 115, 121	45 „	16 „
„ 4	192, 203, 187	—	11 „
„ 5	87, 113, 97	—	9 „
„ 6	128, 137, 140	68 „	12 „
„ 7	183, 211, 213	92 „	14 „
„ 8	160, 172, 163	80 „	13 „

Lycia pomonaria Hb. Weibchen.

	Eier in einem Ovl.-Schlauch	Länge d. Ovl.-Schläuche	Länge d. Ovid. simpl.
No. 1	69, 64, 71	—	—
„ 2	87, 74, 71, 70	—	—
„ 3	61, 57, 59, 59	34 mm	10 mm
„ 4	69, 54, 64	34 „	10 „
„ 5	71, 73, 97	40 „	11,5 „
„ 6	70, 66, 72	42 „	10 „
(„ 7	0,	2,5 „	6 „)[1]

Lycia hybr. pilzii Stdfs. Weibchen.

	Eier in einem Ovl.-Schlauch	Länge d. Ovl.-Schläuche	Länge d. Ovid. simpl.
No. 1	43, 52,	—	—
„ 2	88, 114, 104	—	—
„ 3	31, 42,	—	—
„ 4	133, 128, 136	—	—
„ 5	65, 82,	(anormal)	(anormal)
„ 6	90, 98, 104	—	18 mm
„ 7	69, 71, 63	—	—
„ 8	109, 115, 106	76 mm	18 mm
„ 9	79, 121, 89	38 u. 51 mm	14 „
„ 10	74, 64, 70, 68	—	—
„ 11	105, 104, 107	60 mm	9 „
„ 12	76, 65, 74	66 „	11 „
„ 13	114, 121, 128	75 „	11 „

[1] Wahrscheinlich ein pathologisches Tier; deshalb nicht berücksichtigt bei der Berechnung der Mittelwerte.

Mittelwerte:	Länge der Ovl.-Schl.	Länge d. Ovid. simpl.	Eierzahl
L. hirtaria	71,0 mm	12,1 mm	158
L. pomonaria	37,5 „	10,4 „	68
L. hybr. pilzii	61,1 „	13,5 „	89

Die obigen Beobachtungen berücksichtigen nur die gröbere Struktur der weiblichen Geschlechtsorgane. Für die genuinen Arten könnten sie als ziemlich sicheres Kriterium der Fruchtbarkeit dienen, da man annehmen kann, daß alle Eier, mit ganz wenigen Ausnahmen, normal und keimfähig sind. Bei den Bastardweibchen sind die zu berücksichtigenden Faktoren in erster Linie die ganzen oder teilweisen makroskopischen Verunstaltungen der Eier und der ausführenden Gänge; andererseits sind jene Faktoren zu berücksichtigen, die ihren Grund im anormalen mikroskopischen Aufbau der Eier haben. In die erste Gruppe fallen jene Erscheinungen, die Roepke für die Smerinthus-Bastarde beschrieben hat. Allerdings scheint es, daß sie viel häufiger bei den von ihm untersuchten Bastardweibchen auftraten als bei den pilzii-Weibchen. Bei letzteren schienen die Genitalia in ihrer Gestalt öfters ganz normal zu sein. Nur etwa die Hälfte der untersuchten Weibchen zeigten ganz bizarre Formen. Meistens bestanden die Abnormitäten darin, daß die Eier in förmliche Würste zusammengepreßt waren, ganz als hätte eine Stauung stattgefunden. Oefters waren die Schläuche an solchen Stellen knollenförmig aufgetrieben. Dies könnte damit zusammenhängen, daß die Eier nicht der Reihe nach, wie bei den genuinen Arten, allmählich wachsen, sondern daß große und kleine Eier bunt durcheinander gewürfelt aufeinander folgen.

Die Ursache dieses ungleichen Wachstums ist vielleicht den ungleichen Chromosomgarnituren der Eier zuzuschreiben. Diese Eierknollen kamen in den verschiedensten Teilen der Schläuche vor; bei einem Weibchen sogar direkt unterhalb der Spitze (Textfig. 4a); bei einem andern im Oviductus duplex.

Die Fälle, in denen die einzelnen Schläuche außergewöhnliche Ungleichheit in der Länge zeigten, waren weniger häufig. Ein extremer Fall ist in Textfigur 4b abgebildet. Das rechte Ovar bestand aus drei außerordentlich kurzen Schläuchen (17 mm) und und einem normal langen (76 mm) Schlauch. Das ganz verkümmerte linke Ovar bestand aus 9 mm langen Schläuchen, von denen jeder etwa 5 Eier enthielt. Die Eier waren sehr verschieden groß, einzelne hatten riesige Dimensionen.

Abnormitäten der Begattungstasche und der Nebendrüsen waren viel seltener, es waren hauptsächlich verschiedene Grade von Verkümmerung zu bemerken. In einem Fall war die Gland.

seb. nicht zweilappig wie gewöhnlich, besaß aber zwei Endfäden. Fälle von Duplication und Gynandromorphie wurden nicht beobachtet. Ein ausgesprochener gynandromorpher Falter starb leider in der Puppe ab. Er ist herauspräpariert worden, die Verwesung war jedoch zu weit vorgeschritten, um eine Untersuchung der inneren Organe zu gestatten. Seine Greifwerkzeuge sind schon vorher besprochen worden.



Textfig. 4. Anormale Genitalia einiger hybr. pilzii-Weibchen. a) Ovar mit knollenförmig angeschwollenen Schläuchen. b) Genitalien mit teilweise verkümmerten Ovarien; einzig der längste Schlauch des rechten Ovars ist von normaler Länge.

Zu der zweiten Gruppe zählen die Tatsachen, die von Federley (1913) so glänzend für die Pygaeren und ihre Bastarde nachgewiesen wurden. Leider konnte man nur bei den Männchen der Lycia-Bastarde die gleichen Erscheinungen feststellen, die auch Federley beobachtet hat. Es ist dies das Verhalten der Chromosomen während der Reifung der Spermatozoen. Es ist wahrscheinlich, daß analoge Vorgänge bei der Eireifung sich ab-

spielen müssen und daß auf diese Weise die Fruchtbarkeit der Eier beeinträchtigt wird. Die Lycia-Eier besitzen eine weiche, aber sehr zähe Schale. Diese beiden Eigenschaften machen eine Schälung der Eier fast unmöglich; die Eier können leicht derart beschädigt werden, daß man sie nicht mehr gebrauchen kann. Auch ist es unmöglich, das Ei mitsamt der Schale in Schnitte zu zerlegen. Deshalb muß hier darauf verzichtet werden, eine Schilderung der Eireifung zu geben. Doch kann man unzweifelhaft annehmen, daß die Unfruchtbarkeit der Bastarde auf diese Unregelmäßigkeiten in den Reifungsteilungen zurückzuführen ist.

Zusammenfassung der Ergebnisse:

Als wir den Bau der Geschlechtsorgane bei den Lycia hirtaria und Lycia pomonaria untersuchten, gelangten wir zu folgenden Ergebnissen:

1. Die äußeren männlichen Kopulationsorgane der Grundarten sind einander sehr ähnlich. Der Hauptunterschied liegt darin, daß sie bei pomonaria stärker beschuppt und behaart sind. In Gestalt sind sie wesentlich gleichartig. Es stehen also einem freien Hin- und Herkreuzen, soweit die Männchen in Betracht fallen, keine mechanischen Hindernisse im Wege.

2. Die Bastardmännchen haben gut ausgebildete Kopulationsorgane, die denen der Eltern gleichen. Nur bei einem Gynandromorphen und bei einem pilzii-Männchen wurden Mißbildungen gefunden.

3. Als Maßstab für die Variabilität der inneren männlichen Geschlechtsorgane wurde die Länge des Vas deferens verwendet. Sie hat bei den genuinen Tieren fast dieselbe Variationsbreite. Der Mittelwert bei pomonaria ist etwas höher als bei hirtaria.

4. Außer einigen stark verkümmerten, weisen die Mehrzahl der Bastardmännchen eine sehr große Länge des Vas deferens auf.

5. Durchschittlich haben die hirtaria-Weibchen mehr als die doppelte Anzahl Eier im Ovar als die pomonaria-Weibchen. Dagegen haben die Oviduct. simplices fast die gleiche Länge bei beiden Arten.

6. Im Gegensatz zu den Bastardmännchen zeigen die pilzii-Weibchen allerhand Abnormitäten in den inneren Geschlechtsorganen. Die Eierzahl schwankt zwischen weiten Grenzen, durchschnittlich aber liegt sie in der Mitte zwischen hirtaria und pomonaria.

7. In Bezug auf die Länge der Ovarialschläuche nähern sie sich dagegen mehr den hirtaria als den pomonaria, sie weisen

also eine für die vorhandene Eierzahl zu große Dimension auf. Der Oviductus simplex ist meist auch viel länger als bei den Grundarten.

8. Bei den Bastarden — Männchen wie Weibchen — scheint eine Vergrößerung der Genitalgänge, nebst einigen Fällen von Verkümmerung, vorzuliegen (cfr. 4 und 7 oben). Beide Erscheinungen sind wahrscheinlich eine Folge der herabgesetzten Fruchtbarkeit.

Kapitel V.

Die Spermatogenese.

In seinem berühmten Aphorismus „omnis cellula e cellula" hat Virchow zuerst eine feste Grundlage für die moderne Vererbungsforschung gelegt. Seit dieser Zeit zeigte sich mehr und mehr die Bestrebung, sich die Anlagen der vererbten Merkmale in den Keimzellen genauer lokalisiert zu denken. Als man den komplizierten Aufbau der Zelle erforschte, wollte man nicht mehr die Zelle in ihrer Totalität als Träger der vererbbaren Anlagen ansehen, man suchte vielmehr die Träger des Idioplasmas in einem bestimmten Teile zu lokalisieren. Das merkwürdige Verhalten der Chromosomen bei der Reife der Keimzellen und die vielen Tatsachen, die aus der experimentellen Vererbungsforschung gewonnen wurden (z. B. Mendel'sche Spaltung), haben die meisten Forscher auf den Gedanken gebracht, die Chromosomen allein als eigentliche Träger der Vererbung anzusehen. Es wurde noch nicht unstreitig festgestellt, ob die Chromosomen die alleinigen Träger der Vererbung sind, oder ob auch andere Teile der Zelle, z. B. die Mitochondrien, eine Rolle spielen; die Ansichten der meisten Forscher lassen sich jedoch in dem folgenden Satze (wir citieren nach Lang) zusammenfassen: „Der Satz vom Vorhandensein autonomer und frei kombinierbarer Gene oder Erbfaktoren, welche den durch unsere Sinne unterscheidbaren Merkmalen oder Gruppen von Merkmalen der Organismen zu Grunde liegen. Vielleicht entsprechen die Chromosomen als Einheiten der Vererbungssubstanz diesen züchterisch-experimentell nachgewiesenen Erbfaktoren oder fallen als deren Vehikel mit ihnen zusammen."

Zu den Arbeiten, welche die cytologische Erscheinung speziell die Vererbung im engeren Sinne behandeln, kamen in den letzten Jahren einige hervorragende hinzu. Eine der wichtigsten auf diesem Gebiete ist die Arbeit von Federley (1913) über die Spermatogenese der Pygaeren-Arten und deren Bastarde. Da Federley einen sehr vollständigen Ueberblick über die bis dahin erschienene Litteratur giebt, kann wohl an dieser Stelle davon

abgesehen werden. Seither hat Seiler (1914) eine Arbeit veröffentlicht, die speziell für das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei den Lepidopteren in Betracht kommt; diese giebt auch nebenbei eine sehr vollständige Darstellung der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung bei nicht-hybriden Arten. Ein Bericht von Doncaster (1914) über das Verhalten der Chromosomen bei Biston (Lycia) hirtaria, Biston (Ithysia) zonaria und ihren Bastarden interessiert uns hier besonders.

Federley untersuchte die Arten P. anachoreta (A), curtula (B) und pigra (C), welche hier der Einfachheit halber mit A, B, C bezeichnet werden. Dazu kamen noch die Bastarde: BA, BC, CB und (BA) A[1].

Federley fand, daß in der Spermatogenese der genuinen Arten die väterlichen und mütterlichen Chromosomen paarweise miteinander konjugieren (Pseudoreduktion) wodurch die haploide Chromosomenzahl noch vor der ersten Reifungsteilung erreicht wird. In der ersten Reifungsteilung trennen sich die konjugierten Chromosomenpaare (Praereduktion). Die 2. Reifungsteilung ist eine Aequationsteilung. Bei den Bastarden fand er, daß keine oder nur einige der artfremden Chromosomen miteinander konjugierten, und daß infolgedessen die Aequatorialplatten der Reifungsteilungen teils die ganzen, teils nahezu die ganzen diploiden Zahlen von Chromosomen aufwiesen.

In haploiden Chromosomenzahlen ausgedrückt sind seine Befunde:

Genuine Falter	Bastardfalter	$F_1 \times P_1$
A — 30 Chr.	BA — 59 Chr.	(BA)A—59 Chr.
B — 29 „	BC — 52 „	(NB. Die artgleichen
C — 23 „	CB — 52 „	Chr. A konjugieren.)

Doncaster untersuchte die Gametogenese von hirtaria, zonaria und deren Bastarde hybr. denhami (= hirtaria ♂ × zonaria ♀) und hybr. harrisoni (= zonaria ♂ × hirtaria ♀). Da sein Bericht betreffs der Ovogenese nicht sehr ausführlich ist, und er sich hauptsächlich auf die Spermatogenese beschränkt, werde ich nur über letztere hier kurz referieren.

Bei hirtaria fand er 28 Chromosomen in den Spermatogonienteilungen. Hievon waren 6 Chromosomen, deren 4 „conspicuously smaller" waren, kleiner als die andern. Während der Wachstumsperiode fand er ein typisches Synapsisstadium. Die 1. Reifungsteilung bezeichnet er als klar und diagrammatisch, findet aber immer 13 statt 14 Chromosomen; eines dieser Chromosomen aber ist aus einem großen und einem kleinen Chromosom zusammengesetzt. In der 2. Reifungsteilung findet er bald 13 an-

[1] Bei jeder Bezeichnung ist das Männchen vor das Weibchen gestellt; BC heißt also Bastard aus der Paarung curtula ♂ × pigra ♀.

scheinend einfache, bald 13, wovon eines zusammengesetzt ist, oder, ganz selten, 14 getrennte Chromosomen. In einer Aequatorialplatte fand Doncaster 14 Chromosomen, wovon eines deutlich segmentiert war; dieses bezeichnet er allerdings als unzweifelhaft anormal, „undoubtedly abnormal“.

Er ist nicht sicher, ob das kleine Chromosom, welches sich in der ersten Reifungsteilung an ein großes anlehnt, nicht vielleicht ungeteilt in eine der beiden Tochterzellen wandert, und daß auf diese Weise schließlich Spermatozoa mit 13 resp. 14 Chromosomen zustande kommen. Er kommt aber zu dem Schlusse, es sei dies unwahrscheinlich.

Betreff seiner Befunde bei zonaria können wir uns kürzer fassen. In den Spermatogonien findet er viele kleine Chromosomen, deren Zahl gewiß 100 übersteigt. In der 1. und in der 2. Reifungsteilung sind sehr deutlich 56 vorhanden, von denen 2 um vieles größer sind als die übrigen Chromosomen, 2 jedoch um ein weniges größer sind. Die größten zonaria-Chromosomen sind nicht größer als die kleinsten hirtaria-Chromosomen.

Bei den beiden Arten fand er ein „bouquet“-Stadium (pachynema); in dem nächtsfolgenden Stadium sind 2, 3 oder 4 „Chromatin-nucleoli“ vorhanden, welche er als Geschlechtschromosomen („sex-Chromosomes“) auffassen möchte.

Bei den Bastarden fand Doncaster analoge Erscheinungen, wie sie Federley für die Pygaeren-Bastarde schon beschrieb. Die Zahl der Chromosomen in den Spermatogonien ist annähernd 70 (14 + 56), wovon 14 auffallend groß sind. Von diesen 14 sollen 12 von hirtaria und 2 von zonaria stammen. In Hoden welche aus Raupen genommen wurden, ist ein Synapsisstadium in den ganz jungen Spermatocyten zu sehen; auf dieses folgt aber nicht wie bei den Elternarten ein normales pachytänes („bouquet“) Stadium. Es konjugieren relativ nur wenige Chromosonen; folglich ist die Chromosomenzahl in den Reifungsteilungen nur um 5—15 geringer als die diploide Zahl. Doncaster kommt zu dem Schlusse, daß wahrscheinlich die Chromosomen sich aus einer Anzahl Einheiten zusammensetzen, und daß vielleicht bei hirtaria diese Komplexe (in den großen Chromosomen) 4-, 5- oder 6mal so groß sind, wie bei zonaria. Wenn man z. B. die kleinen zonaria-Chromosomen als Einheiten betrachtet, wäre bei hirtaria folgende Zusammensetzung möglich: $4 \times 6 + 5 \times 5 + 1 \times 4 + 3 \times 1 = 56$.

B. Eigene Untersuchungen.

1. Hoden und Zysten.

Die Hoden der Lyciaarten haben, wie es bei den meisten Schmetterlingen Regel ist, beim Raupenstadium in dem 5. Ab-

dominalsegment, als paariges Organ, ihren Ursprung. Die zwei mattgelben, kugeligen Gebilde bleiben bis zum Puppenstadium von einander getrennt, um sich dann, sowie der Falter anfängt sich zu entwickeln, in der Mittellinie zu treffen, zu verschmelzen. Bis zu diesem Zeitpunkt ist jeder Hode durch Septa deutlich in vier Kammern geteilt. Bald aber nachdem sie zusammengekommen sind, degenerieren diese Septa, und im letzten Stadium der Spermatogenese sind nur noch einige Reste derselben vorhanden. Ein Ineinanderdrehen der Hodenhälften, wie Roepke es für die Schwärmer beschreibt, konnte gar nicht oder nur in schwachem Grade festgestellt werden. In jeder Kammer befindet sich eine Verson'sche (Apical-) Zelle, um welche die jüngsten Keimzellen in dichten Schichten herumgelagert sind. Die äußeren Zonen dieser Schichten lockern sich und zeigen die Keimzellen parzellenweise in sogenannten Zysten verteilt. Die Zellen einer Zyste sind vom gleichen Alter, und befinden sich immer in fast gleicher Stufe der Entwicklung. Die Wände dieser Zysten setzen sich aus eigenartigen Nährzellen zusammen. Bei den Spermatogonien und jüngeren Spermatocyten ist es ein leichtes, das relative Alter nach der Lage zu bestimmen, doch ist dies unmöglich, sobald die Zysten sich von einander lösen. Nur durch eine sorgfältige Vergleichung der verschiedenen Zysten kann man sich ein kontinuierliches Bild der Spermatogenese verschaffen.

2. Die Chromatinbestandteile des Kernes bei

a) hirtaria. Die Spermatogonien besitzen einen verhältnismäßig großen Kern, in welchem 1—4 stark färbbare Körper auftreten. Diese nehmen an Größe bis kurz vor der 1. Reifungsteilung zu und sind wahrscheinlich die von Doncaster als „Chromatin-nucleoli" bezeichneten Körper. Federley hat ähnliche Gebilde bei den Pygaeren konstatiert, wo er sie als Speicher für das Chromatin und die anderen nutritiven Stoffe der Chromosomen ansieht. Doncaster spricht sich ziemlich reserviert über die Ansicht aus, daß sie Heterochromosomen sein können. Nach eingehender Beobachtung derselben möchte ich mich Federley's Ansicht anschließen, und zwar aus folgenden Gründen: 1. Deutlichkeit dieser Körper während der Unsichtbarkeit der Chromosomen. 2. Gänzliches Verschwinden derselben in den Prophasen der 1. Reifungsteilung. 3. Variierende Zahl dieser Körper.

Viele Aequatorialplatten der Spermatogonienteilungen sind in meinen Präparaten vorhanden, aber die Chromosomen sind meist so dicht aufeinander gelagert, daß ein genaues Zählen nur bei einigen wenigen möglich war. In Taf. 4 Fig. 1 ist eine besonders klare Platte abgebildet, welche deutlich 28 Chromosomen zeigt.

Bald nach der letzten Spermatogonienteilung tritt ein typisches Synapsisstadium ein, d. h. alles Chromatin zieht sich in einen meist seitwärts gelegenen Klumpen zusammen, dessen Mittelpunkt von dem vorhererwähnten „Nucleolus" gebildet wird (cfr. Taf. 4, Fig. 2). Von diesem aus ziehen feine, schwach sich färbende Fäden in das klare „Kernbläschen". Bald fangen diese Fäden an stärker zu werden, und bilden schließlich ein locker gewordenes Spirem, während die Nucleoli sogleich an Größe und Intensität verlieren (cfr. Taf. 4, Fig. 3). Am Ende kommt eine Art Bukettstadium (Pachynema) zustande, welches sich aber von dem gewöhnlichen pachytänen Bukettstadium dadurch unterscheidet, daß nicht alle Schleifen in einer Richtung liegen, sondern bunt durcheinander ziehen. Tafel 4, Fig. 4 ist ein extremer Fall solcher bunter Anordnungen. Während dieser Zeit hat der Kern beträchtlich zugenommen; nun beginnt auch der Zellkörper zu wachsen (Fig. 2—4 und 5—7). Der Nucleolus verschwindet jetzt vollends, das Spirem verliert alle Zeichen von Anordnung. Die Einzelteile des Spiremfadens nehmen zu, verdicken sich; die Bildung der Chromosomen beginnt. Wahrscheinlich findet die Konjugation zwischen väterlichen und mütterlichen Chromosomen in dieser Zeit statt; in einzelnen Zellen sind deutliche ringförmige Körper vorhanden, die wahrscheinlich durch zwei Chromosomen gebildet werden, die an ihren beiden Enden aneinander gebunden sind. Diese Ringe werden sehr bald durch semmelförmige Chromosomen ersetzt, die aus zwei Teilen zusammengesetzt sind (cfr. Taf. 4, Fig. 5 und 6). In diesem Stadium ergeben die Zählungen der Chromosomen immer 12—14. Aus diesen Tatsachen schließe ich: 1. Es findet eine Pseudoreduktion statt. 2. Es liegt nicht die Konjugation „end to end" vor, sondern Parallelkonjugation.

Die stark sich färbenden Chromosomen liegen in einem ganz klaren Felde; die Spuren eines Spiremfadens sind verschwunden. Bei der großen Häufigkeit dieses Stadiums in den Präparaten dauert diese Entwicklungsstufe einige Zeit. Der nächste Schritt ist die Anordnung der Chromosomen in einer Aequatorialplatte und die Ausbildung eines Amphiasters. Das Vorhandensein eines Centrosomes konnte wegen der hier angewandten Färbungsmethode nicht festgestellt werden. Die Aequatorialplatten sind, wie Doncaster bemerkt, sehr klar, und die Anordnung der großen Chromosomen ist oft äußerst regelmäßig und fast diagrammatisch (cfr. Taf. 4, Fig. 7). Was die Zahl anbetrifft, habe ich in allen ausnahmslos 14 getrennte Chromosomen vorgefunden. Da weit über hundert Zählungen vorgenommen wurden, kann man behaupten, dies sei das normale Verhältnis. Am Schlusse dieses Kapitels werden wir sehen, wie man diese Tatsache mit den ungleichen Befunden

von Doncaster vielleicht doch in Uebereinstimmung bringen kann. Die Größe der einzelnen Chromosomen ist eine schwankende. Etwa 6 sind ganz groß, 5—6 mittelgroß, 2—3 sind nur etwa $^1/_4$ bis $^1/_3$ so groß wie die ersten. Einige Chromosomen scheinen in der Polansicht oft deutlich aus 2—3 Teilen zusammengesetzt. Es scheint sich hier um die 2. Teilungsebene zu handeln, welche sich jetzt schon zeigt, da dreiteilige Chromosomen sehr selten, zweiteilige dagegen fast in jeder Platte zu sehen sind. Von der Seite gesehen, d. h. in der Plattenebene, zeigen die Chromosomen in der Metaphase sehr deutlich ihren Dyadencharakter. Die beiden Hälften sind birnenförmig gestaltet und durch einen deutlichen Spalt von einander getrennt. Es scheint im Allgemeinen, daß die 1. Teilungsebene sehr wahrscheinlich mit der Konjugationsebene der Chromosomen zusammenfällt; trotzdem kann dies nicht mit Bestimmtheit bewiesen werden. Die erste Reifungsteilung wäre also eine Praereduktion im Sinne Federley's, wie er sie für die Pygaeren beschreibt. In den Anaphasen rücken die Chromosomen auseinander, wobei die einzelnen Paare sich meistens glatt trennen. Bei einigen Zellen aber bleiben die sich trennenden Chromosomen durch ein oder zwei feine dünne Chromatinfäden noch einige Zeit mit einander verbunden. Dies scheint eine Abnormität zu sein; in dem Falle, der in Tafel 4, Fig. 9 wiedergegeben ist, scheinen zwei Chromosomen aus ihrem Tempo gebracht. Die Chromosomenhälften bleiben für gewöhnlich in den beiden Tochterplatten liegen bis in die Telophasen. Man kann in den späten Anaphasen meist noch die Zahl der Chromosomen feststellen (cfr. Taf. 4, Fig. 10). Man konnte auf diese Weise feststellen, daß beide Tochterplatten immer 14 Chromosomen enthielten.

An den Polen angelangt, liegen die Chromosomen sehr dicht aufeinander. Jetzt trennen sich auch die beiden Hälften des Zellkörpers durch Abschnüren; sie bleiben jedoch noch längere Zeit durch Fasern der Spindelfigur mit einander verbunden. Diese Verbindung wird immer länger, bis die Fasern endlich die doppelte bis dreifache Länge der ursprünglichen Spindelfigur haben.

Während der Interkinese bleiben die Chromosomen noch sichtbar, sind aber untereinander durch ein netzartiges Gewebe verbunden. Dieses Stadium scheint nur von kurzer Dauer zu sein, da es in den Präparaten nicht oft vorhanden ist. Bald bildet sich eine neue Spindelfigur, die Chromosomen erscheinen wieder abgerundet, von einander getrennt und ordnen sich in die Aequatorialplatte der 2. Reifungsteilung ein.

Man kann außer der geringen Größe der Zelle und der Chromosomen keinen Anhaltspunkt finden, um die 1. Reifungsteilung von der zweiten Reifungsteilung zu unterscheiden (cfr.

Taf. 4, Fig. 11). Auch hier ist die Größe der Chromosomen schwankend, im gleichen Verhältnis zu einander wie in der 1. Reifungsteilung. In der Polansicht scheinen die Chromosomen nicht zusammengesetzt, sondern fest und rund. Dies bestätigt die Ansicht, daß die Einkerbung, welche in der 1. Reifungsteilung beobachtet wurde, in Wirklichkeit eine Vorspiegelung der 2. Teilungsebene war. Die zwei Teilungsebenen stehen folglich senkrecht aufeinander, die 2. Reifungsteilung ist eine Aequationsteilung. Irgendwelche Zeichen von „Pseudo-Tetraden" wie Seiler sie beschreibt, wurden nicht gefunden. Die Meta- und Anaphasen (cfr. Taf. 4, Fig. 13—15) verlaufen ganz normal; an ihnen ist nichts auffallendes zu bemerken. Wie bei der 1. Reifungsteilung sind auch hier die Tochterplatten leicht zu zählen (cfr. Taf. 4, Fig. 12); es konnte festgestellt werden, daß den Tochterkernen je 14 Chromosomen zukommen. Der weitere Verlauf der Spermatogenese wurde nicht verfolgt; man achtete nur darauf, ob nicht anormale Spermatiden oder Spermatozoen vorhanden waren. In Hodenpräparaten, welche aus jungen Puppen stammten, wurden keine Abnormitäten gefunden; waren die Puppen, welche die Hoden lieferten, schon in der Entwicklung des Falters begriffen, befanden sich alle unreifen Keimzellen in verschiedenen Stadien der Degeneration.

b) pomonaria. In den Spermatogonien sieht man sofort, daß es sich hier um ganz andere Chromosomenzahlen handelt, als bei hirtaria. Von der Seite gesehen, sind die Spindeln tonnenförmig, und die Tochterplatten erscheinen wie leichtgebogene Chromatinstreifen (cfr. Taf. 5, Fig. 1 u. 2). Die einzelnen Chromosomen sind dicht aufeinander gedrängt; nur ausnahmsweise kann man sie getrennt erkennen. In der Polansicht ist es auch nicht günstiger (cfr. Taf. 5, Fig. 3); man kann nur mit Sicherheit konstatieren, daß die Chromosomenzahl ca. 100 beträgt. Während der Wachstumsperiode ist, wie bei hirtaria, eine schwankende Anzahl „Nucleoli" vorhanden. Diese verhalten sich hier ebenso wie dort, und zweifellos sind sie homologe Gebilde. Das Bukettstadium ähnelt im Allgemeinen dem von hirtaria, nur ist es hier nicht so deutlich, wahrscheinlich infolge der geringeren Größe der Chromosomen und deren größerer Zahl. Die einzelnen Fäden erscheinen tatsächlich dünner und kürzer (cfr. Taf. 5, Fig. 4), sind aber bei weitem nicht so geordnet wie bei hirtaria. Bei pomonaria ist der Kern überall gleichmäßig mit Fäden angefüllt. In den Konjugationsstadien sind die konjugierenden Paare viel zahlreicher; sonst sind bei ihnen die die gleichen Erscheinungen zu beobachten wie bei hirtaria. Da die Chromosomen zudem sehr klein sind, konnte nichts sicheres über die Art der Konjugation festgestellt werden. Es schienen häufig Semmel- und V-förmige Körper aufzutreten, einigemale

glaubte man auch ringförmige Gebilde wie bei hirtaria zu sehen; doch sind optische Täuschungen nicht ausgeschlossen, da alles um vieles kleiner ist.

Die Aequatorialplatten der Reifungsteilungen sind, ähnlich wie Doncaster für zonaria berichtet, äußerst klar und hell.

In der 1. Reifungsteilung (cfr. Taf. 5, Fig. 5) liegen die Chromosomen meistens genau in einer Ebene und mit größter Sicherheit kann man 51 zählen. Oft sind sie ganz regelmäßig in Reihen geordnet. Auch hier schwankt die Größe. In den meisten Aequatorialplatten sind gewöhnlich 1—2 Chromosomen auffallend größer als die übrigen und gleichen in dieser Hinsicht den kleinsten hirtaria-Chromosomen. Auffallend kleine Chromosomen kamen nicht vor. Ungleich wie bei hirtaria ist in der Polansicht keine Einkerbung wahrzunehmen, welches vielleicht der Kleinheit zuzuschreiben ist. Die Anaphasen und Telophasen der 1. Reifungsteilung verlaufen ganz normal.

In den Aequatorialplatten der 2. Reifungsteilung (cfr. Taf. 5, Fig. 6) liegen die Chromosomen in der Regel nicht so genau in einer Ebene, wie es in der 1. Reifungsteilung der Fall ist; sie sind auch kleiner. Diese beiden Tatsachen erschweren die Nachzählung. Mit Sicherheit konnte man jedoch feststellen, daß alle Tochterplatten gleichviel Chromosomen enthielten; die Zahl dieser Chromosomen war 51, also gleich der Anzahl, die in der 1. Reifungsteilung gefunden wurden.

In der Regel trennen sich die Tochterplatten anscheinend ganz normal. Oefters aber wurden Anaphasen gesehen, in welchen einige Chromosomen langsamer als die übrigen auseinander wichen (cfr. Taf. 5, Fig. 7). Präparate, die von älteren, weiter vorgeschrittenen Puppen stammten, ähnelten dem Bild von Taf. 5, Fig. 8. Es sind dies zweifellos Fälle von frühzeitig degenerierenden Spermatiden.

Wie im Anfang dieses Abschnittes erwähnt wurde, liegen die von einer Urkeimzelle abstammenden Zellen in einer Zyste. Nachdem die Spermatiden sich in Spermatozoen verwandelt haben, liegen diese, wie bei den meisten Insekten, schön in Bündel geordnet. Bei vorliegenden Tieren sind diese Bündel unipolar, d. h. die Köpfe aller Spermatozoen liegen nebeneinander. Querschnitte durch solche Bündel ermöglichen eine Zählung der Spermatozoen, und ergeben bei hirtaria und pomonaria gewöhnlich 240—250. Dies ergiebt 60—62 Spermatocyten erster Ordnung in einer Zyste bei Anfang der beiden Reifungsteilungen; da alle Spermatogonien einer Zyste sich auch gleichzeitig teilen, müssen ca. 7 Generationen von Spermatogonien vorkommen.

c. hybr. pilzii Stds. (= hybr. $\frac{\text{hirtaria ♂}}{\text{pomonaria ♀}}$).

Der äußere Bau der Hoden macht einen ganz normalen Eindruck. Ebenfalls scheint der innere Aufbau bei oberflächlicher Betrachtung in keiner Hinsicht von dem der reinen Arten abzuweichen. Wie bei jenen, liegen auch hier die Zysten ganz unregelmäßig im innern Raum verteilt, wobei nur die sehr jungen einigermaßen ihrem Alter nach um die Apicalzellen herum geordnet sind. Eine Degeneration der Keimzellen scheint auch keineswegs häufiger als bei genuinen Tieren vorzukommen. Erst wenn wir die Chromatinbestandteile der Kerne näher betrachten, finden wir abweichende Verhältnisse.

Wie aus der Beschreibung der genuinen Arten hervorgeht, ist die haploide Chromosomenzahl von hirtaria 14, und von pomonaria 51. Es wäre also zu erwarten, daß die Spermatogonien, sowie die somatischen Zellen des Bastardes 65 (14 + 51) Chromosomen enthielten.

In den Spermatogonien ist die Zahl der Chromosomen leider sehr schwer zu bestimmen. Die Aequatorialplatten sind anscheinend regelmäßig und normal, aber die Chromosomen liegen nie ganz in einer Ebene und decken sich gegenseitig (cfr. Taf. 5, Fig. 10). Es ist eigenartig, daß die Größe der Chromosomen in den Spermatogonienplatten viel stärker variiert, als bei den einzelnen genuinen Tieren. In dieser Hinsicht haben die väterlichen und mütterlichen Chromosomen bei den Bastarden ihre Individualität vollkommen beibehalten. Von der Seite gesehen (cfr. Taf. 5. Fig. 2) ist dieses Durcheinander von großen und kleinen Chromosomen auch sehr typisch für die Bastarde. Bald nachdem die Tochterplatten von einander scheiden, vereinigen sich die Chromosomen in dichten Massen, und wandern in dieser Form den Polen zu (cfr. Taf. 5, Fig. 12).

In den Prophasen zur 1. Reifungsteilung tritt eine deutliche Synapsis in die Erscheinung (cfr. Taf. 5, Fig. 13). Bei den Pygaeren-Bastarden fand Federley dieses Stadium nicht; dagegen giebt Doncaster an, daß es bei den von ihm untersuchten hirtaria × zonaria-Bastarden vorhanden ist, allerdings ist dieses Stadium dem der Elternarten nicht ganz ähnlich. Bei pilzii schien kein greifbarer Unterschied zwischen genuinen und Bastardzellen vorzuliegen, wenigstens nicht im leptotänen Stadium. Später allerdings, im pachytänen Stadium, sind die Bastardzellen etwas abweichend. Sie verhalten sich dann vielleicht mehr wie pomonaria als wie hirtaria; dies ist wahrscheinlich wie bei pomonaria auf die größere Zahl der Chromosomen resp. Fäden zurückzuführen. In der Wachstumsperiode verhält sich die große Mehrzahl der Zellen ähnlich den Zellen der Pygaeren-Bastarde; die Fäden verkürzen sich allmählich und die Chromosomen nehmen nach und nach eine kugelige Gestalt an. Auch in der Interkinese finde ich sehr ähnliche Verhältnisse

wie Federley sie in seinen Abbildungen wiedergiebt (cfr. Taf. 5, Fig. 15). Die einzelnen Chromosomen sind meistens ziemlich deutlich; größten Teils aber sind sie sehr klein und längere Zeit hindurch durch feine Lininfäden miteinander verbunden. Oefters treten einige doppelte Körper (k. Fig. 15) auf, welche sehr wahrscheinlich von konjugierten Chromosomenpaaren gebildet werden. Sie sind meistens etwas schärfer abgegrenzt und scheinen nicht mit den übrigen Chromosomen verbunden zu sein. Außer diesen Körpern konnten keine weiteren Zeichen einer Konjugation der Chromosomen festgestellt werden. Nach der Interkinese sammeln sich die Chromosomen in dichten Massen (cfr. Taf. 5, Fig. 14); der Kernraum wird ganz hell, und bald darauf bilden sich die Spindeln der 1. Reifungsteilung aus.

Die Aequatorialplatten der 1. Reifungsteilungen (cfr. Taf. 5, Fig. 16—18) sind gewöhnlich nicht so hell wie die der genuinen Arten, lassen aber ohne große Schwierigkeiten die Zahl der Chromosomen feststellen. Die Chromosomen selbst sind sehr verschiedenartig, wie Doncaster auch bei seinen Bastarden beobachten konnte. Die Chromosomen zerfallen mit wenig Ausnahmen in zwei Kategorien: große, hirtaria-ähnliche und kleine, mehr dem Charakter der pomonaria-Chromosomen entsprechend. In jeder Platte aber giebt es eine Anzahl Chromosomen, die der Größe nach intermediär sind; man ist nicht sicher, ob sie kleine hirtaria- oder große pomonaria-Chromosomen darstellen sollen.

In der Zahl der Chromosomen sind die Aequatorialplatten sehr verschieden. Sogar die Zellen derselben Zyste weichen stark von einander ab. In den abgebildeten Platten wurden folgende Chromosomenzahlen gefunden: Fig. 16: 45; Fig. 17: 52; Fig. 18: 55. Gezählt wurden die Chromosomen in 14 Fällen, wobei das Minimum 45, und das Maximum 55 betrug.

In der 2. Reifungsteilung ist eine ähnliche Zusammensetzung der Aequatorialplatte zu beobachten (cfr. Taf. 5, Fig. 19, 20). In dem Original von Fig. 19 konnten 55 Chromosomen gezählt werden, wovon 9 viel größer waren als die übrigen. Fig. 20 zeigt eine Platte mit 49 getrennten Chromosomen, darunter 12, die durch ihre Größe auffallen. Von diesen Chromosomen sind 2, vielleicht auch 3 unzweifelhaft zusammengesetzt; das eine Chromosom setzt sich aus einem großen und 2 kleinen zusammen, das andere aus einem großen und einem kleinen. Von der Seite gesehen (cfr. Taf. 5 Fig. 21), zeigen die Aequatorialplatten sehr deutlich ihren heterogenen Charakter. Doncaster fand, daß in der 1. Reifungsteilung die meisten Chromosomen sich teilen, daß aber wahrscheinlich einige ohne vorherige Teilung in einen der Tochterkerne wandern. Leider ist es mir nicht gelungen, die Richtigkeit dieser Angabe festzustellen. Während

der Metaphasen sind die Chromosomen in der Teilungsebene so unregelmäßig gelagert, daß es unmöglich ist, sie in diesem Stadium zu beurteilen. Eine Zählung der Chromosomen in den Tochterplatten war auch unmöglich, da ihr Charakter große Unregelmäßigkeiten aufwies. Die Hauptmasse der Chromosomen rückt auseinander den Polen zu; sie bleiben aber bis in die späten Anaphasen (Taf. 5, Fig. 22) durch einen „Strom" von hinterbliebenen Chromosomen mit einander in Beziehung. Sie scheinen trotz ihrer Verspätung doch noch rechtzeitig in die Tochterkerne zu gelangen; manchmal geschieht dies jedoch nicht, dann wird eine Ausscheidung von Chromatinsubstanz bewirkt (Taf. 5, Fig. 23). In Fig. 21 sind zwei Spermatocyten zweiter Ordnung abgebildet, welche sich in den Meta- resp. Anaphasen der zweiten Reifungsteilung befinden. Man sieht, daß eine Anzahl Chromosomen außerhalb der Kerne liegen und scheinbar in der Teilung nicht inbegriffen sind. Zwischen den beiden Spindelfiguren befinden sich zwei Gruppen von Chromosomen, die wahrscheinlich in den Anaphasen der ersten Reifungsteilung zurückgeblieben sind. Außer einer Anzahl Platten, deren Chromosomengehalt nur annähernd geschätzt wurde, sind sieben Aequatorialplatten der zweiten Reifungsteilung ganz genau gezählt worden, wobei das Minimum 46, das Maximum jedoch 55 Chromosomen war. Diese Zahlen stimmen gut mit denen der ersten Reifungsteilung überein; während der Teilung der Spermatocyten 1. Ordnung nimmt also die oben besprochene Ausscheidung von Chromosomen keine großen Dimensionen an. Es ist unwahrscheinlich, daß die Schwankungen in der Chromosomenzahl sich durch eine unvollständige Spaltung der Chromosomen während der ersten Teilung erklären lassen. Dazu weisen die Spermatocyten 1. Ordnung zu verschiedene Zahlen auf. Daß einige wenige Chromosomen ungeteilt bleiben, ist allerdings nicht ausgeschlossen.

,d. hybr. huenii Obthr. (= hybr. $\frac{\text{pomonaria ♂}}{\text{hirtaria ♀}}$).

Die Präparate der huenii-Hoden sind leider wenig befriedigend. Sämtliche Puppen waren in der Entwicklung zu weit vorgeschritten und die Hodenschnitte enthielten daher größtenteils nur fertige Keimprodukte; zuverlässige Zählungen der Chromosomen konnten daher nicht gemacht werden.

Im allgemeinen aber schien kein Grund zur Annahme vorhanden, daß die Spermatogenese hier nicht nach dem Typus von hybr. pilzii ihren Verlauf nehmen sollte. Nur einige Spermatocytenstadien wurden gefunden und diese wichen in keiner Weise von den bei pilzii beobachteten ab. Es war nur auffallend, daß die Spermatozoenbündel meist viel weniger Spermatozoen

enthielten als bei genuinen Tieren; dies wurde übrigens auch bei dem anderen Bastarde bemerkt. Dort wurden in der Regel 240—250 gezählt, bei den Bastarden aber schwankte die Zahl meist zwischen 100 und 200. In einigen Bündeln waren sogar nicht mehr als ca. 50 vorhanden. Roepke bemerkt, daß bei seinen Bastarden die Spermatozoen in den Bündeln meist sehr unregelmäßig gelagert waren. Das gleiche konnte bei pilzii und huenii beobachtet werden; es ist jedoch schwer zu sagen, ob dies nicht vielleicht durch Schneiden etc. künstlich herbeigeführt wurde. Bei den genuinen Tieren war es auch zu sehen, aber nur ganz selten. Da diese Erscheinung bei den gleichzeitig behandelten Bastardpräparaten viel häufiger auftrat, scheint jedenfalls etwas dafür zu sprechen, daß sie nicht bloß ein Artefact ist.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

A. Die genuinen Arten.

1. Die haploide Chromosomenzahl beträgt bei

hirtaria 14
pomonaria 51.

2. In den Prophasen der 1. Reifungsteilung findet eine Synapsis statt, welche bei hirtaria ziemlich regulär, bei pomonaria aber weniger typisch ist.

3. Nach der Synapsis wird die haploide Chromosomenzahl erreicht, da die Chromosomen in Paaren konjugieren (Pseudoreduktion).

4. In beiden Reifungsteilungen ist die Chromosomenzahl gleich, die Teilungsebenen stehen senkrecht aufeinander.

5. In der 1. Reifungsteilung trennen sich die konjugierten Chromosomenpaare (Praereduktion).

6. In der 2. Reifungsteilung halbieren sich die Chromosomen (Aequationsteilung).

7. Die kleinsten hirtaria - Chromosomen sind wenigstens ebenso groß wie die größten pomonaria - Chromosomen, die übrigen hirtaria-Chromosomen sind bedeutend größer.

B. Die Bastarde.

1. Die diploide Chromosomenzahl war nicht genau festzustellen, aber die Chromosomen wiesen charakteristische Größen auf, für die väterlichen Chromosomen einerseits, für die mütterlichen anderseits.

2. Eine Synapsis, welche derjenigen von pomonaria stark ähnelt, ist vorhanden.

3. Eine Konjugation von Chromosomen findet in den Prophasen der I. Reifungsteilung in verringertem Grade statt.

4. Die Chromosomenzahlen der Aequatorialplatten der beiden Reifungsteilungen variieren zwischen 45 und 55.

Schluß.

Am merkwürdigsten tritt bei dieser Untersuchung der Chromatinbestandteile des Kernes hervor, daß die nahverwandten Arten hirtaria und pomonaria solch verschiedene Chromosomengarnituren aufweisen. Ziehen wir mit in Betracht, was Doncaster von zonaria berichtet, so finden wir, daß die Stammform der Lyciagruppe, hirtaria, eine verhältnismäßig geringe Zahl von auffallend großen Chromosomen besitzt, wogegen pomonaria und zonaria, welche die erdgeschichtlich jüngeren Typen darstellen, ungefähr eine viermal größere Zahl als hirtaria zeigen. Es dürfte wohl in Beziehung zu der Anzahl der Chromosomen stehen, daß die Chromosomen von pomonaria und zonaria viel kleiner sind.

Man scheint zu folgender Annahme berechtigt zu sein: hirtaria zeigt noch das primitive Verhalten der Chromosomen; wir haben hier einen Fall, wo im Laufe der Entstehung junger Arten aus der Stammform, die alten, großen Chromosomen in eine größere Anzahl von einfacheren Einheiten zerfallen. Viele Tatsachen sprechen dafür, daß einzelne Chromosomen nicht homogene Gebilde sind. Meek (1912) hat nachgewiesen, daß bei gewissen Insekten (und anderen Tieren) die Längen der einzelnen Chromosomen eine arithmetische Reihe bilden. Aus der experimentellen Vererbung wissen wir, daß die Zahl der unabhängig sich spaltenden vererbbaren Anlagen größer sein kann als die Zahl der Chromosomen (Baur: Antirrhinum)). Eine weitere Bestätigung wäre vielleicht, daß Doncaster nicht genau das Gleiche bei den von ihm untersuchten hirtaria-Hoden fand wie ich (siehe p. 34). Wie erwähnt, stammt mein Material aus Deutschland. Doncaster hat sein Material von Harrison erhalten; in seiner 1916 erschienen Arbeit berichtet Harrison, er habe bei der Rückkreuzung von hirtaria mit Lycia-Hybriden einen Unterschied zwischen kontinentalen und englischen bezw. schottischen hirtaria konstatieren können; nur letztere ergaben bei diesen Kreuzungen lebensfähige Nachkommenschaft. Es ist also wahrscheinlich, daß Doncaster's Material aus England oder Schottland stammt. Wie schon gesagt, fand Doncaster in den Reifungsteilungen meistens 13 resp. 14 Chromosomen; in einer Aequatorialplatte jedoch fand er 14 Chromosomen, wovon eines deutlich segmentiert war, also nach seiner Rechnungsmethode 15 Chromosomen darstellte. Dies bezeichnet er allerdings als anormal; da er vielleicht eine abweichende Rasse von hirtaria untersuchte, scheint es mir insofern mit seinen anderen Zahlen im Einklang zu stehen. Der Erfolg der Rück-

kreuzungen von Harrison ist vielleicht gerade solchen „Abnormitäten" zuzuschreiben. Man kommt unwillkürlich auf den Gedanken, die englische hirtaria-Rasse habe die Tendenz, den gleichen Weg einzuschlagen, wie ehemals pomonaria und zonaria.

Bei allen drei Faltern können die Chromosomen in verschiedene Größenklassen eingeteilt werden, wobei zu bemerken ist, daß die größten pomonaria resp. zonaria-Chromosomen den kleinsten hirtaria-Chromosomen gleich sind. Nehmen wir an, daß die Chromosomen der kleinsten Klasse Einheiten sind, so können wir folgende Tabelle zusammenstellen:

Klassen:	A	B	C	D	E	F	
Einheiten:	1	2	3	4	5	6	
zonaria	52	2	2	—	—	—	= 62
pomonaria	43	6	2	—	—	—	= 61
hirtaria	—	—	2	6	4	2	= 62.

Natürlich ist es nicht nur möglich, sondern auch sehr wahrscheinlich, daß die Chromosomen der Klasse A nicht den wirklichen „Einheiten" entsprechen. Man wollte in obiger Tabelle nur zeigen, daß eine gewisse Korrelation zwischen den Chromosomengrößen und Chromosomenzahlen vorzuliegen scheint.

Wenn wir uns den Bastarden zuwenden, finden wir eine weitere Bestätigung der Ansicht, daß die hirtaria-Chromosomen Komplexe darstellen, welche wahrscheinlich mehreren pomonaria-Chromosomen gleichkommen. Wie gezeigt worden ist, variieren die Zahlen zwischen 45 und 55. Würde überhaupt keine Konjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen stattfinden, so müsste die Zahl gleich der diploiden (65) sein, d. h. gleich der Summe der haploiden Zahlen von hirtaria (14) und pomonaria (51). Nehmen wir aber an, daß eine Konjugation von gewöhnlichem Typus stattfände und daß jedes hirtaria-Chromosom mit einem pomonaria-Chromosom konjugierte, so müssten die Bastarde als Minimum 51 (14 + 51 — 14) aufweisen. Da das gefundene Minimum aber viel niedriger ist, müssen wir annehmen, daß entweder einige Chromosomen, während der Entwicklung des Bastardes vom Ei, spurlos verschwinden, oder daß ein hirtaria-Chromosom sich mit mehr als einem pomonaria-Chromosom während der Konjugation zu verbinden im Stande ist. Trotzdem eine Ausscheidung von Chromosomen in den Reifungsteilungen beobachtet wurde, scheint mir die erste Möglichkeit sehr unwahrscheinlich. Zudem ist diese Erscheinung niemals in den Spermatogonienteilungen bemerkt worden. Was die zweite Möglichkeit anbetrifft, scheint es mir ebenso unmöglich, daß a l l e hirtaria-Chromosomen noch mit pomonaria-Chromosomen in Verbindung treten können. Wäre die physiologische Divergenz der beiden Arten so gering, dann

müssten die Bastarde untereinander oder mit den Elternarten zurückgekreuzt erheblich fruchtbarer sein. Aus weit über 200 Anpaarungen hat Harrison nur 27 Falter gezogen. Meine Resultate sind schon in dem Abschnitt „Ueber die Zuchten" mitgeteilt worden. Um sie kurz zu wiederholen: 39 Rückkreuzungen ($F_1 \times P_1$) und 21 Kreuzungen der Bastarde miteinander ($F_1 \times F_1$) wurden erzielt; insgesamt wurden ca. 20—25000 Eier abgelegt. Von den $F_1 \times P_1$-Eiern gelangten 8 Raupen zur Verpuppung[1]; in den Zuchtbeuteln welche die $F_1 \times F_1$-Eier enthielten, wurde keine einzige Raupe gesehen, offenbar waren sämtliche Eier dieser Kreuzungen unfruchtbar.

Folglich wird man annehmen können, daß nur einige hirtaria-Chromosomen mit pomonaria-Chromosomen konjugieren können, daß jedoch diese hirtaria-Chromosomen mit einer viel größeren Anzahl pomonaria-Chromosomen konjugieren.

Kapitel VI.

Eier und Raupen.

Als im März 1915 die verschiedenen Anpaarungen beendet waren, wurden von jeder Brut eine Anzahl Eier (30—50) als Kontrolle zurückbehalten; die übrigen wurden im Freien aufgebunden. Die aus diesen Eiern schlüpfenden Räupchen wurden in Gläsern gezogen. Die Gläser wurden peinlich sauber gehalten und keine einzige Raupe wurde krank. Die bis jetzt aus ihnen gewonnenen Falter sind alle normal groß und gesund.

Die abgelegten Eier haben im Anfang eine ellipsoide Gestalt, die Wände fallen aber bald teilweise zusammen. Dies erschwert die Untersuchung der Mikropylen. Die grüne, weiche, aber sehr zähe Eischale ist überall fein gekörnelt, diese Körnelung verursacht einen leichten Schimmer. An dem einen Pol des Eies liegt die Mikropyle. Sie ist nicht, wie bei vielen Schmetterlingen, von einer komplizierten Skulptur umgeben, sondern besteht einfach aus einer trichterförmigen Vertiefung; diese führt zu einer sehr feinen Oeffnung. Die Wände dieser Vertiefung scheinen meistenteils ganz glatt, trotzdem konnte eine feine radiäre Streifung derselben bei einigen Eiern beobachtet werden. Ein Unterschied zwischen den Eiern der verschiedenen Bruten wurde nicht festgestellt.

Harrison (1913) beschreibt eingehend die Raupen von hirtaria und pomonaria, sowie von deren Bastarden. Bei vorliegender

[1] Zur Zeit (Mai 1917) kann ich mitteilen, daß am 27. März 1917 ein tadelloser ♂-Falter aus der Paarung pomonaria-♂ × hybr. pilzii-♀ ausschlüpfte. Der Falter ist in der Zeichnung und Flügelspannweite intermediär zwischen pilzii und pomonaria; sein Kopulationsorgan ist gut ausgebildet und von pomonaria-Greifwerkzeugen nicht zu unterscheiden.

Untersuchung sind die Raupenstadien ebenfalls genau beobachtet worden; es stellten sich einige Verschiedenheiten zwischen den Befunden von Harrison und den eigenen heraus. Im Folgenden sollen also im Wesentlichen nur die abweichenden Befunde hervorgehoben werden.

Die Raupen dieser Arten und ihrer Bastarde häuten sich viermal. Es giebt also fünf Raupenkleider, die alle fünf verschieden sind. Im ersten Kleide (cfr. Textfig. 5). hat das Räupchen eine schwarze Grundfarbe. Hinter dem Kopf ist ein weißer Kragen, welcher durch die Runzelung der Haut einer Reihe weißer Flecken ähnlich sieht. Auch oberhalb der drei ersten Beinpaare konnten stets weiße Flecken bemerkt werden; diese waren bei hirtaria viel deutlicher und konstanter als bei po-



Textfig. 5.

Erstes Raupenkleid. Vergr.

a) hirtaria — heller Typus

b) pomonaria — dunkler Typus.

monaria und den Bastarden. Bei hirtaria und pomonaria besitzen die ersten 5 Abdominalsegmente auf beiden Seiten der Mittellinie weiße Flecken, welche auf warzenförmigen Erhöhungen liegen. Bei hirtaria treten regelmäßig große laterale Flecken auf; bei pomonaria sind sie nur bei einzelnen Räupchen in geringer Anzahl vorhanden. In dieser Hinsicht konnten bei den Bastarden alle Uebergänge zwischen hirtaria und pomonaria beobachtet werden. Beim zweiten Kleide werden die Flecken größer, und feine Längsstreifen fangen an sich auszubilden. Beim dritten und vierten Kleid ist ein stetiges Fortschreiten des Hellwerdens durch Ausbildung und Erweiterung der Längsstreifen zu beobachten, bis schließlich das Maximum im fünften Kleide erreicht wird. Die Flecken des ersten Kleides bleiben nicht weiß, sondern werden allmählich mehr und mehr gelblich, bis sie endlich schön orangegelb sind. Harrison fand, daß die erwachsenen hirtaria-Raupen stark in der Farbe variieren. Bei den von mir untersuchten Bruten ist das gleiche beobachtet worden, aber im Allgemeinen zerfallen die Raupen in zwei scharf getrennte Kategorien: ca. 15% hell und ca. 85% dunkel. Die dunkeln Raupen sind purpurfarbig mit fadendünnen, schwarzen

Längslinien. Auf dem Kragen und in der Nähe der Segmentabschnitte sind sie gelb gefleckt. Innerhalb dieser Klasse ist auch eine große Variation vorhanden; die Pigmentierung der Längslinien breitet sich nämlich aus und wird intensiver. Die Grundfarbe ist aber bei der ganzen Gruppe immer rötlichgrau. Die hellen Raupen sind kaum oder gar nicht von den gewöhnlichen pomonaria-Raupen zu unterscheiden. Die Variation in der Farbe ist bei diesen hellen Raupen eine ganz minimale.

Wie die hirtaria-Raupen, so kommen auch die pomonaria-Raupen in zwei Formen vor, nur ist hier das Verhältnis von dunkel zu hell umgekehrt. Ca. 90% ist gelblichweiß mit orangegelbem Kragen und ebensolchen Ringeinschnitten. Die übrigen besitzen schwärzliche subdorsale und seitliche Flecken und haben dunkle Längslinien ähnlich wie bei hirtaria. Im allgemeinen erinnern sie stark an gewöhnliche hirtaria-Raupen.

Der helle Typus ist ontogenetisch (und wahrscheinlich auch phylogenetisch) der vorgeschrittenere und stellt eine bessere Anpassung an die Laubfarbe des Frühlings und des Frühsommers dar. Die Ansicht, pomonaria sei die vorgeschrittenere und erdgeschichtlich jüngere Art wird dadurch bestätigt, daß die große Mehrheit der pomonaria-Raupen und nur wenige hirtaria-Raupen hell sind.

Es war nun von Interesse zu sehen, wie die Bastard-Raupen sich in dieser Hinsicht verhielten. Von den hybr. huenii-Raupen waren etwa die Hälfte hell; die hybr. pilzii-Raupen dagegen verhielten sich wie die pomonaria-Raupen, d. h. mit Ausnahme von ca. 10% waren sie alle von heller Farbe.

Harrison bemerkt, daß die pilzii- und huenii-Raupen in ihrer Lebensweise sich ziemlich gleich verhalten, daß aber die pilzii meistens etwas schneller wachsen. Meine Bruten sind nach der im Kapitel 1 beschriebenen Weise im Freien gezogen worden. Als die Raupen zur Verpuppung schritten, sammelten sie sich unten in den Beuteln; dort wurden sie jeden Tag abgeholt und in Kisten mit Torfmull untergebracht. Datum und Anzahl der Raupen wurden genau gebucht und ergaben nachstehende Tabelle.

In Textfigur 6 ist eine „Aufzählungs“-Kurve aus der Tabelle hergestellt worden. Es ist ersichtlich, daß hybr. pilzii sich mehr an pomonaria anlehnt; hybr. huenii dagegen ist etwas intermediär, mit einer Anlehnung an hirtaria.

Kapitel VII.

Schlußübersicht.

Im Folgenden sind die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen in aller Kürze wiederholt:

Tabelle zur Verpuppung der Raupen.

	hirtaria	pomonaria	hybr. pilzii	hybr. huenii
Juni 7.	—	—	—	4
„ 8.	—	1	—	5
„ 9.	—	2	—	12
„ 10.	—	3	—	26
„ 11.	—	5	—	30
„ 12.	1	19	1	46
„ 13.	3	33	2	30
„ 14.	4	74	8	24
„ 15.	14	31	20	16
„ 16.	10	11	38	16
„ 17.	3	8	53	19
„ 18.	7	2	69	—
„ 19.	8	7	68	20
„ 20.	3	1	86	34
„ 21.	5	1	40	13
„ 22.	6	5	71	6
„ 23.	11	1	44	17
„ 24.	13	1	37	47
„ 25.	5	1	18	37
„ 26.	10	1	18	50
„ 27.	11	1	10	31
„ 28.	14	1	7	20
„ 29.	4	1	3	21
„ 30.	8	—	10	24
Juli 1.	2	—	4	13
„ 2.	2	—	1	16
„ 3.	1	—	—	14
„ 4.	1	—	—	14
„ 5.	1	—	1	9
Tage 29	147	210	609	614

A. Die Grundarten.

1. Lycia pomonaria ist im Falterkleide sehr konstant. Die L. hirtaria-Falter, welche für die Kreuzungsexperimente gebraucht wurden, waren in Bezug auf das dunkle hannoviensis-Kleid Heterozygoten und, wie aus den Zuchten hervorging, produzierten sie zweierlei Sorten von Keimzellen: 50% dem reinen hirtaria-Charakter entsprechend, und 50% der hannoviensis-Mutation.

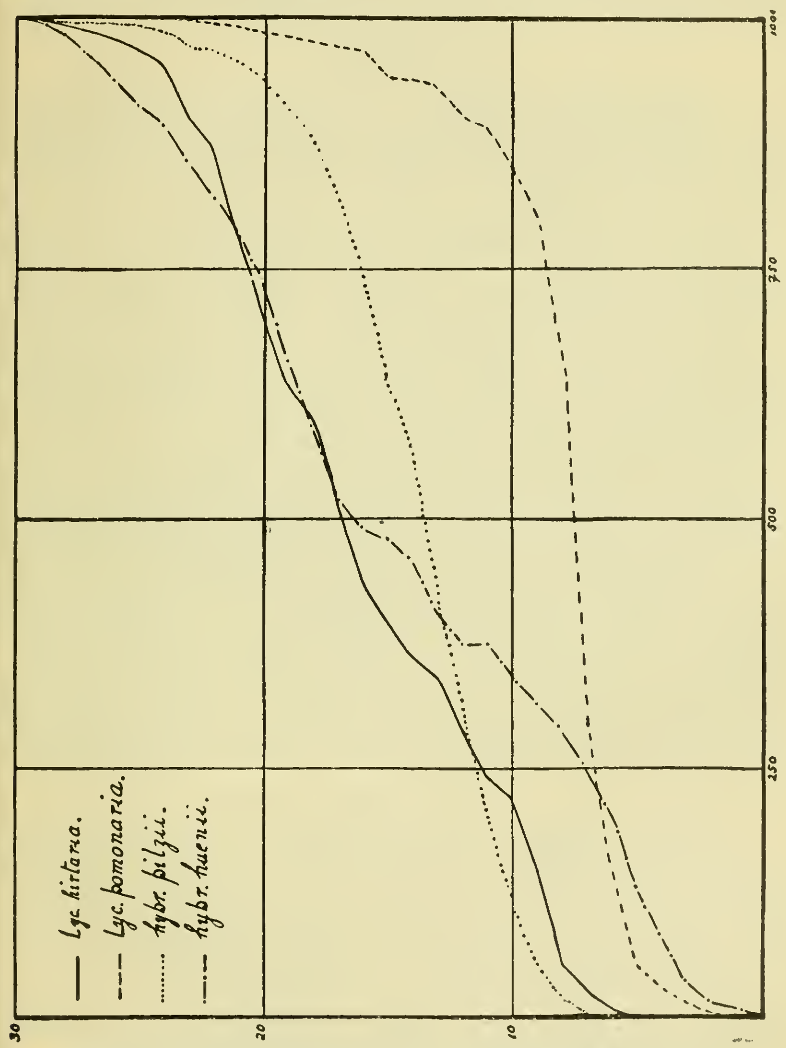
2. Aus der Untersuchung der äußeren männlichen Kopulationsorgane geht hervor, daß der Bastardierung keine mechanischen Hindernisse im Wege stehen.

3. Die inneren männlichen Genitalien variieren zwar stark, aber die Variationsbreiten der beiden Arten sind im Wesentlichen die gleichen. Der Mittelwert von pomonaria scheint etwas größer zu sein als derjenige von hirtaria.

4. Die inneren weiblichen Genitalien weisen bei beiden

Arten sehr verschiedene Werte auf, hirtaria besitzt durchschnittlich nahezu zweimal soviel Eier als pomonaria.

5. Die Spermatogenese nimmt bei beiden Arten den gleichen Verlauf. Auf ein Synapsisstadium folgt zuerst eine Pseudoreduktion und dann eine Praereduktion (1. Reifungsteilung). Die 2. Reifungsteilung ist eine Aequationsteilung.



Textfig. 6. „Aufzählungskurve“ zur Verpuppung der Raupen.
Ordinate — Tage, Abszisse — Anzahl der Raupen pro Mille.

6. Die Zahl der Chromosomen und ihre Zusammensetzung ist bei beiden Arten grundverschieden. In den Haplonten hat pomonaria 51 kleine, und hirtaria 14 große Chromosomen. Der Gesamtgehalt an Chromatin ist nahezu der gleiche. Wir haben Grund anzunehmen, daß die hirtaria-Chromosomen Komplexe von mehr oder weniger gleichen Einheiten darstellen wie die pomonaria-Chromosomen sie darstellen.

B. Die Bastarde.

1. Die Bastarde zerfielen in zwei gleich große Reihen von hellen und dunkeln Faltern, dem heterozygotischen Charakter des hirtaria-Falters entsprechend; sonst waren sie ziemlich konstant. Betreffs Fühlern, Beschuppung etc. stehen sie näher an hirtaria als an pomonaria.

2. Die äußeren männlichen Kopulationsorgane der Bastarde sind gut ausgebildet. In Gestalt, Armierung etc. zeigen sie Charaktere beider Eltern und sind mehr oder weniger intermediär. Nur zwei anormal gestaltete Fälle wurden beobachtet.

3. Die inneren männlichen Genitalien sind meistens gut ausgebildet; auch wurden keinerlei Mißgestaltungen gefunden. Dagegen sind die Ausführgänge entweder sehr klein (verkümmert) oder viel größer als bei den genuinen Tieren.

4. Die Eierzahl der Bastardweibchen schwankt stark, dazu sind die Eier öfters monströs gestaltet. Wie bei den Männchen weisen die Weibchen eine anormale Länge der Ausführgänge auf.

5. Der Hauptunterschied in der Spermatogenese zwischen den genuinen Arten und den Bastarden besteht darin, daß bei letzteren, wegen mangelhafter Konjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen, die Pseudoreduktion sehr unvollkommen ist. Es sind 45—55 Chromosomen in den Reifungsteilungen vorhanden. Aus verschiedenen Gründen scheint es, daß einige hirtaria-Chromosomen sich bei der Konjugation zugleich mit mehreren pomonaria-Chromosomen verbinden können.

C. Die Fruchtbarkeit.

1. Die Kreuzungen von pomonaria mit hirtaria sind in hohem Grade fruchtbar und liefern gut entwickelte Falter. Die hybr. huenii-Weibchen, aus der Kreuzung pomonaria-♂ × hirtaria-♀ machen eine außerordentlich lange Puppenruhe durch; dies ist aber auch die einzige Anomalie.

Die hybr. pilzii-Weibchen aus der umgekehrten Kreuzung, sowie die Männchen aus beiden Kreuzungen, verhalten sich hingegen beinahe normal, d. h. wie die Elternarten.

2. Die Kreuzungen $F_1 \times F_1$ und $F_1 \times P_1$ sind fast vollständig unfruchtbar (siehe p. 47).

3. Die Sterilität der Bastarde ist sehr wahrscheinlich einzig und allein dem Verhalten der Chromosomen in der Gametogenese zuzuschreiben. Dieses Verhalten der Chromosomen hat wahrscheinlich seinen Grund in der verschiedenartigen Zusammensetzung der hirtaria-, resp. pomonaria-Chromosomen.

Anhang:

Einiges zur Systematik der europäischen „Biston"-Arten.

Die Spannerarten hispidaria Schiff., pomonaria Hb., lapponaria Bsd., zonaria Schiff., alpina Sulz., graecarius Stgr., hirtaria Cl., strataria Hufn. und betularia L. bilden eine mehr oder weniger zusammenhängende Gruppe von Faltern und wurden auch von den ältern Systematikern vielfach in die eine Gattung, Biston Leach, eingereiht. Sie sind alle, im Vergleich mit den anderen Spannern, sehr dickleibig; bei allen sind Kopf, Körper und Beine dicht behaart. Diese haarige Bekleidung nimmt aber der Reihe nach ab, und strataria, noch mehr betularia, zeigen diese Eigenschaft in viel geringerem Grade. Die Weibchen von hispidaria sind fast vollständig flügellos. Bei pomonaria und lapponaria haben die Weibchen kleine, spitzige Flügelstummel, die mit langen Haaren bedeckt sind. Die Weibchen von zonaria, alpina und graecarius haben größere Flügelreste als die Weibchen von pomonaria und lapponaria; namentlich bei alpina sind diese Flügelreste verhältnismäßig breit und nebst Haaren mit Schuppen bedeckt. Bei den letzten drei Arten der Reihe, hirtaria, strataria und betularia sind die Weibchen vollgeflügelt und flugfähig. Betularia hat einen gut entwickelten Rüssel.

Bei strataria ist der Rüssel stark, und bei den übrigen gänzlich verkümmert. Es ist dies wohl der Hauptgrund, daß betularia auch von den älteren Systematikern von den übrigen Arten getrennt und in die Gattung Amphidasis Tr. gestellt wurde.

Um die Systematik dieser Gruppe in ihrer Entwicklung besser begreiflich zu machen, sind die folgenden Zusammenstellungen verschiedener Autoren wiedergegeben:

1. Wocke 1872

Biston Leach
Hispidarius F.
Pomonarius Hb.
Hirtarius Cl.
Stratarius Hufn (= Prodromaria S. V.)
Amphidasis Tr.
Betularia L.

2. Frey 1880

Biston Leach
Hispidarius S. V.
Pomonarius Hb.
Lapponarius Bsd.
Zonarius S. V.
Alpinus Sulz. (= Alpinaria H.-S. = Bombycaria Bsd.)
Prodromarius S. V. (=Stratarius Hufn.)
Amphidasis Tr.
Betularia L.

3. Staudinger & Rebel 1901.

Biston Leach 1815 (= Apocheima Hb.)
Hispidaria S. V.
Pomonaria Hb.
Lapponaria (-rius) B.
Zonaria Schiff.
Alpina Sulz.
Graecarius Stgr.
Hirtaria Cl.
Strataria Hufn.
Amphidasis Tr. 1825
Betularia L.

4. Vorbrodt 1914

Biston Leach (= Apocheima Hb.)
hispidarius F.
pomonarius Hb.
lapponarius B.
zonarius Schiff.
alpinus Sulz. (= bombycaria B.)
hirtarius Cl.
stratarius Huf.
Amphidasis Tr.
betularia L.

5. Prout. 1915

Apocheima Hb.
hispidaria Schiff.
Poecilopsis Harr.
pomonaria Hb.
lapponaria Bsd.
Nyssia Dup. (= Ithysia Harr.)
zonaria Schiff.
alpina Sulz.
graecarius Stgr.
Lycia Hb.
hirtaria Cl.

Biston Leach.
strataria Hufn.
betularia L.

Es wurde bei hirtaria, pomonaria und ihren Bastarden notwendigerweise großes Gewicht auf die Untersuchung der Greifwerkzeuge gelegt; daher schien es wünschenswert auch die nahstehenden Arten nach dieser Richtung hin zu prüfen. In seinen Arbeiten über die Bistoninae hat Harrison den Kopulationsorganen viel Aufmerksamkeit geschenkt; er publizierte auch eine Anzahl Mikrophotographien dieser Organe. Zu diesen sei es mir erlaubt zu bemerken, daß die Präparate alle, ohne Ausnahme, stark mazeriert erscheinen. Haare, Schuppen, ja sogar starke Borsten, (Dornen) sind in seinen Präparaten nur durch ihre Abwesenheit bemerkbar. Wie wir sehen werden, sind die Valven etc. der hirtaria-zonaria-pomonaria-Gruppe einander in Gestalt sehr ähnlich. Nun hat Harrison auf Grund sehr feiner und geringer Formendifferenzen solche Falterformen wie alpina, graecaria und italica als „bonae species“ beschrieben. Allerdings stützt er seine Beschreibungen nicht allein auf die Genitalien, sondern er zieht Beschuppung und Behaarung der Falter, auch ihre Raupenformen mit in Betracht. Aber, und das ist das wichtige, nicht eines dieser Merkmale ist konstant; sie alle variieren, und zwar so stark, daß die Variationsbreiten der verschiedenen Formen in einander übergreifen. Trotzdem z. B. die gewöhnliche hirtaria-Valve von der pomonaria-Valve in der Form verschieden ist, findet man bei der Untersuchung einer größeren Reihe beider Arten, daß Valvenformen vorkommen, die der Form nach nicht unbedingt der einen oder andern Art zugeteilt werden können. Gerade dann ist das einzig Auschlaggebende der Grad und die Natur der Behaarung. Wir haben hier gerade zwei Extreme genommen. Wesentlich schwieriger wird die Sache, wenn solche Formen wie zonaria, alpina und graecaria auseinander zu halten sind.

Im Folgenden ist eine kurze Schilderung der männlichen Kopulationsorgane, in welcher das Fehlende bei den Harrisonschen Beschreibungen, bezüglich der Behaarung und Beschuppung, besonders hervorgehoben wird.

Die äußeren Genitalien der Männchen von:

hispidaria Schiff.; lapponaria Bsd.; zonaria Schiff.; alpina Sulz.; graecaria Stgr.; strataria Hufn. und betularia L.

A. Die Valven.

1. hispidaria Schiff. (cfr. Taf. 2, Fig. 1).

Abgebildet ist die linke Valve. Sie ist in ihrer Gesamtheit in der Gestalt rhomboid. Die dorsalwärts gelegene Hälfte entspricht

den Valven der übrigen Arten und trägt an der Spitze, innen, einen starken Wulst, der dicht mit Dornen besetzt ist. Einige dieser Dornen, namentlich die nach unten gerichteten, sind äußerst kräftig. Von diesem Wulste läuft, parallel zur ventralen Kante, ein schwac her Grat. Ventralwärts vom oberen Ende dieses Grates, im oberen Drittel der Valve, befindet sich ein Bündel kurzer, starker Dornen. Dem Grate entlang befinden sich einige vereinzelte Dornen. Die mittlere Partie der Valve ist sehr dünn und blattartig. Die ventrale Hälfte der Valve ist in ein Gebilde umgewandelt, welches der Harpe der Sphingiden entspricht. Es ist dies eine nach innen und oben gerichtete, dreikantige Spitze. An der inneren und oberen Kante dieser Spitze ist eine Reihe äußerst kräftiger Dornen. Von den untersuchten Valven hatten zwei Valven je fünf Dornen, zwei andere je sechs, die zwei übrigen sieben und acht Dornen. In der untern, proximalen Ecke der Valve ist ein Büschel kurzer, steifer Haare. Die ganze Valve ist außen sehr dicht mit Haaren besetzt. Schuppen treten vereinzelt auf. Dieselben sind dünn und sehen aus wie dickere Haare; sie waren meistens am ventralen Ende zu beobachten.

2. *lapponaria* Bsd., *zonaria* Schiff., *alpina* Sulz., *graecaria* Stgr. (cfr. Taf. 2, Fig. 4—7).

Von den drei erst genannten Faltern sind die rechten Valven abgebildet; von graecaria die linke. In Gestalt sind sie einander und den auf p. 19 besprochenen hirtaria (Fig. 8) und pomonaria (Fig. 2 und 3) sehr ähnlich. Alle sind langgestreckte, leicht nach oben gebogene Gebilde; bei allen ist ein schwacher, parallel zum dorsalen Ende laufender Grat zu sehen. Das distale Ende zeigt eine innere Verdickung, die ziemlich dicht mit Dornen (oder starken Borsten) besetzt ist. Aehnliche Dornen sind über die ganze Innenfläche verstreut; in der Nähe des Grates stehen sie dichter bei einander. Bei alpina (Fig. 6) ist eine Anhäufung solcher Dornen in der proximalen, ventralen Ecke vorhanden. Diese Gegend ist auch bei zonaria und graecaria mit Dornen bedeckt, jedoch in viel geringerem Maße als bei alpina. Die Bekleidung der Valven mit Haaren und Schuppen variiert stark; bei alpina z. B. (Fig. 6) und bei graecaria (Fig. 7) scheint es mehr ein individuelles als ein Artmerkmal zu sein (cfr. hierüber die Befunde bei pomonaria und hirtaria p. 19).

3. *strataria* Hufn. und *betularia* L. (cfr. Taf. 2, Fig. 9 u. 10).

Es wurden die Valven der rechten Seite abgebildet. In Gestalt sind sie viel kürzer und gedrungener als die vorhin besprochenen Valven, doch bildet in dieser Hinsicht strataria einigermaßen eine Uebergangsform zwischen hirtaria (Fig. 8) und betularia (Fig. 10). Bei beiden ist der Dorsalrand viel gerader als bei den andern Arten. Der Grat, welcher ein gemeinsames Merkmal aller dieser Arten zu sein scheint, ist auch

hier vorhanden, unterscheidet sich aber von dem der anderen dadurch, daß er kräftiger ausgebildet ist. Die Eigenart von strataria und betularia, welche diese beiden ganz von den übrigen Arten unterscheidet, ist die Ausbildung und Armierung der Wülste. Letztere sind groß und scharf umgrenzt. Sie umfassen das ganze distale Ende der Valven und laufen in eine Spitze aus, die nach der Mitte der Innenfläche geht. Die ganze Oberfläche dieser Wülste ist mit kurzen, sehr kräftigen Dornen dicht besetzt, die ziemlich regelmäßig angeordnet sind; das ganze Gebilde erinnert stark an einen Striegel. Oberhalb der Spitze ist ein kurzer, auch mit Dornen besetzter Grat. Beide Valven sind außen stark mit Haaren besetzt. Bei strataria treten eine große Menge feiner, dünner Schuppen auf, welche meistens um das Distalende herumgelagert sind. Bei betularia wurden keine solchen gesehen.

B. Der Penisdeckel.

1. *hispidaria* Schiff. (cfr. Taf. 3, Fig. 1).

Der Penisdeckel ist, wie die Valve dieses Falters, in der Gestalt von den übrigen Faltern ganz verschieden. Das Scaphium, das sehr breit ist, zeigt nicht jenen flachen Vorsprung, den wir bei hirtaria und pomonaria gesehen haben; es ist mehr abgerundet und in seiner Gestalt einem menschlichen Unterkiefer ähnlich. Auch die Armierung mit Zähnchen ist mehr verbreitert. Der Uncus ist oben gewölbt. Seitlich der Mittellinie entspringt rechts und links je ein Zahn, welcher oben stark gekrümmt ist. Diese Zähne haben schwache Spitzen, die durch eine rundliche Einbuchtung von einander getrennt sind. Der Uncus-Scheitel verliert sich in der Kluft zwischen den beiden Zähnen. An den Außenseiten der Zähne befinden sich einige kurze steife Borsten. Das Tegmen trägt zwei Büschel langer Haare. Zwischen Uncus und Scaphium liegt die Afterpapille.

2. *lapponaria* Bsd., *zonaria* Schiff., *alpina* Sulz., *graecaria* Stgr.

Das Bild des Penisdeckels bei allen diesen Arten ist fast das Gleiche wie bei hirtaria und pomonaria. Taf. 3, Fig. 3 veranschaulicht die Verhältnisse bei lapponaria. Der Uncus hat einen einfachen Schnabel, der in eine scharfe Spitze ausläuft. An den Seiten sind einige Borsten vorhanden. Das Scaphium ist nicht so breit wie bei hispidaria und trägt einen runden, flachen, oben leicht ausgehöhlten Vorsprung. Die Armierung besteht aus kleinen runden Erhöhungen, die fast mehr wie kurze Leisten als wie Zähnchen aussehen. Die Form des Penisdeckels von zonaria ist ganz gleich. Bei alpina und graecaria hat der Uncus einen etwas längeren und schlankeren Schnabel; auch sind die Zähnchen auf dem Scaphium-Vorsprung mehr aus-

gesprochen. Bei allen trägt das Tegmen auf beiden Seiten Büschel langer Haare.

3. *strataria* Schiff., *betularia* L.

Bei diesen Faltern, die einander in dieser Hinsicht stark gleichen, nähert sich die Form des Penisdeckels mehr dem Typus von hispidaria, als dem von Gruppe 2. In Taf. 3, Fig. 5 ist der Penisdeckel von betularia wiedergegeben. Der Uncus ist, wie bei hispidaria, mit einer doppelten Spitze versehen, nur ist die Einkerbung hier tiefer als bei jenem Falter. Die Spitzen sind auch viel schärfer, haben aber nicht die mächtige Krümmung der dorsalen Partie, welche für hispidaria so charakteristisch ist. Im Allgemeinen besitzt der betularia-Uncus einen viel schlankeren Bau. Das Auffallende von betularia ist das kräftige hervorspringende Scaphium mit seiner starken Armierung. Bei strataria ist das Scaphium verhältnismäßig kräftig, aber nicht in dem Maße wie bei betularia. Bei beiden Arten ähnelt die Form des Scaphiums dem von hispidaria, d. h. es ist regelmäßig rund, mit herunterhängenden lateralen Teilen. Das Tegmen ist auch bei diesen Arten mit langen Haaren bewachsen.

C. Die Penishülse.

1. *hispidaria* Schiff. (cfr. Taf. 3, Fig. 7).

Der Penis ist bei dieser Art ein weiches Gebilde, ohne jegliche Armierung. Seine Hülse besteht aus einer chitinigen Röhre, deren Oeffnung sich vorne erweitert. Diese Röhre besitzt eine hervortretende Unterlippe. Aehnlich wie bei hirtaria und pomonaria wird die Mündung der eigentlichen Hülse von oben durch eine gebogene Platte gedeckt, die vorne in eine Spitze ausgezogen ist. In diesem Falle aber liegt diese Platte sehr fest an; sie erscheint auf ihrer dorsalen Oberfläche grob gekörnt durch die Anwesenheit einer großen Anzahl feiner Zähnchen. Eine Raphe konnte ich in meinem Präparat nicht beobachten.

2. *lapponaria* Bsd., *zonaria* Schiff., *alpina* Sulz., *graecaria* Stgr.

Diese Gruppe von Faltern besitzt fast gleichen Bau der Penishülse wie hirtaria und pomonaria. Bei allen Faltern besteht diese Penishülse aus einer einfachen Röhre und einer Dorsalplatte, die bald mehr, bald weniger gekörnt ist. Bei alpina und graecaria ist der Endabschnitt der Hülse sehr weich und dünnwandig; in den Präparaten ist er voll feiner Falten, ähnlich denen von betularia (cfr. Taf. 3, Fig. 10). Da die Präparate aus altem vertrocknetem Faltermaterial hergestellt wurden, war es unmöglich festzustellen, ob dies der natürliche Zustand sei, oder ob das Fälteln als Folge des Eintrocknens eingetreten sei. Letzteres ist wahrscheinlicher.

Die Raphe von lapponaria und zonaria besteht aus einer kleinen Platte, die mit 8—12 Dornen besetzt ist, diese Platte

hat das gleiche Aussehen wie bei pomonaria. Bei alpina und graęcaria ist die Raphe, der Penishülse entsprechend, sehr klein und weich, und mit einigen kurzen, schwachen Dornen versehen.

3. *strataria* Schiff., *betularia* L.

Die Penishülse isf in beiden Fällen eine einfache, weiche Röhre (cfr. Taf. 3, Fig. 10). Die Hülse ist, wie bei alpina, gefaltet, wahrscheinlich aus dem gleichen Grunde. Die Dorsalplatte fehlt hier gänzlich, ferner wurde bei strataria keine Raphe gefunden. Bei betularia dagegen hat sich merkwürdigerweise die Raphe mächtig ausgedehnt. Sie zerfällt in zwei getrennte Teile, die neben einander liegen. Der eine Teil ist viel größer als der andere. Beide Stücke sind mit langen, kräftigen Dornen dicht besetzt.

Schluss.

Aus der Untersuchung der männlichen Genitalapparate geht hervor, daß die hier untersuchten europäischen „Biston"-Arten in drei scharf getrennte Gruppen zerfallen, und zwar:

Gruppe I	Gruppe II	Gruppe III
hispidaria Schiff.	pomonaria Hb.	strataria Hufn.
	lapponaria Bsd.	betularia L.
	zonaria Schiff.	
	alpina Sulz.	
	graecaria Stgr.	
	hirtaria Cl.	

Durch eine Untereinandersetzung der Namen der „Biston-Bastarde" finden wir eine Bestätigung obiger Einteilung.

1. hybr. helenae Harr. (= pomonaria ♂ × zonaria ♀)
2. „ huenii Obthr. (= pomonaria ♂ × hirtaria ♀)
3. „ smallmanii Harr. (= lapponaria ♂ × zonaria ♀)
4. „ langii Harr. (= zonaria ♂ × pomonaria ♀)
5. „ merana Burrows (= zonaria ♂ × lapponaria ♀)
6. „ harrisoni Harr. (= zonaria ♂ × hirtaria ♀)
7. „ pilzii Stdfs. (= hirtaria ♂ × pomonaria ♀)
8. „ denhami Harr. (= hirtaria ♂ × zonaria ♀)
9. „ buloveci Harr. (= hirtaria ♂ × graecaria ♀)
10. „ herefordi Tutt (= strataria ♂ × betularia ♀).

Es bilden sich also zwei Bastardierungsgruppen:

1. pomonaria, lapponaria, zonaria, graecaria, hirtaria.
2. strataria, betularia.

Ein Bastard aus der Paarung von hispidaria mit einer der der übrigen Arten ist unbekannt.

Da nun strataria als die typische Art der Gattung Biston Leach gilt (cfr. Prout), können die Arten der Gruppen 1 und 2 oben nicht mehr dieser Gattung zugehören. Ferner muß hispidaria auch noch von der Gruppe 2 getrennt werden. In dieser

Hinsicht ist die Einteilung Prout's ganz richtig. Harrison, sowie Prout, teilt dann die Gruppe 2 weiter in drei Gattungen. Es wurde zur Genüge bewiesen, und zwar durch die Tatsachen der Spermatogenese sowie des allgemeinen Habitus, daß hirtaria eine ganz besondere Stellung als Stammform dieser Gruppe einzunehmen hat. Ferner könnten pomonaria und lapponaria auf Grund ihrer Rapheausbildung, der starken Verkümmerung der weiblichen Flügel und ihrer Lebensweise auch den anderen (zonaria, alpina, graecaria) gegenüber gestellt werden. Folgende Frage drängt sich jedoch in den Vordergrund: Ist es wünschenswert, auf Grund derartig geringer Unterschiede, Gattungen aufzustellen? Es wird allgemein zugegeben, daß Arteinteilungen sich in letzter Linie auf physiologische Unterschiede stützen sollten, und als experimentum crucis beruft man sich auf Bastardierungsversuche. Gerade in dieser Gruppe aber ist die physiologische Annährung der Arten zu einander bewiesenermaßen eine sehr hochgradige, sodaß es meistens gelingt, nahezu 100% der Eier aus einer Kreuzung zweier Arten bis zum Falter zu ziehen. Wenn man Smerinthus populi und seine var. austauti der gleichen Art und die Pygaeren, anachoreta, curtula und pigra der gleichen Gattung zuteilt, ist es kaum konsequent die „Bistoninae“ (Gruppe 2) in verschiedene Gattungen einzureihen. Ob man berechtigt ist, in der Systematik Konsequenz zu verlangen, ist allerdings eine andere Frage.

Dem Schreibenden scheint, daß folgende Einteilung mehr den natürlichen Verhältnissen entspricht:

1. Gattung: *Apocheima* Hb.

Penisdeckel mit doppelter Spitze. Valve mit Harpe. 1. und 2. Subcostalast auf dem Vorderflügel getrennt. Thorax breit, Hinterleib zottig. Augen normal.

A. hispidaria Schiff.

2. Gattung: *Lycia* Hb.

Penisdeckel mit einfacher, scharfer Spitze. Valve einfach und mit relativ wenigen, ziemlich langen, dünnen Dornen (Borsten) armiert. Penis mit kleiner Raphe. 1. und 2. Subcostalast des Vorderflügels mehr oder weniger kurz gestielt. Alle Falter sind stark behaart. Tibiensporen normal bis fast verschwindend.

Gruppe (a) L. hirtaria Cl.
Gruppe (b) L. zonaria Schiff.
L. alpina Sulz.
L. graecaria Stgr.
Gruppe (c) L. pomonaria Hb.
L. lapponaria Bsd.

3. Gattung: *Biston* Leach.

Penisdeckel mit doppelter Spitze. Valve kurz, ohne Harpe, und mit einem Wulst, der mit kurzen, starken Dornen sehr

dicht besetzt ist. Raphe vorhanden oder fehlend. Falter dicht behaart wie bei Lycia. Rüssel zuweilen gut entwickelt. Hintertibien meist mit allen Sporen. Flügel dichter beschuppt als bei Lycia.

B. strataria Hufn.
B. betularia L.

Literaturverzeichnis.

Ackermann K, Tierbastarde. I. Teil: Die wirbellosen Tiere. Cassel 1897.
— Tierbastarde. 2. Teil: Die Wirbeltiere. Cassel 1898.
Baltzer F. Ueber die Chromosomen der Tachea (Helix) hortensis, T. austriaca und der sogen. einseitigen Bastarde T. hortensis × T. austriaca. Archiv für Zellforschung. Bd. 11. 1913.
Bateson W. Saunders E. R., Punnet R. C., Durham T. M., Doncaster L. Marryat D. C. E. u. a. Reports of the Evolution Committee of the Royal Society, London.
Baur E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. Berlin 1914.
Braun H. Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops. Archiv für Zellforschung. Bd. 3. 1909.
Buchner P. Praktikum der Zellenlehre 1. Berlin 1915.
Cockayne. Gynandromorphism and kind ed Problems. Journal of Genetics. Vol. 5. 1916.
Dexter J. S. On the coupling of certain sex-linked characters in Drosophila. Biol. Bull. Bd. 23. 1912.
Doncaster L. Some stages in the spermatogenesis of Abraxas grossulariata and its variety lacticolor. Journ. of Genetics. Vol. 1. 1911.
— On the Chromosomes of the moths Lycia (Biston) hirtaria and Ithysia (Nyssia) zonaria, and in their hybrids. Siehe Harrison and Doncaster. 1914.
Federley H. Vererbungsstudien an der Lepidopteren-Gattung Pygaera. Arch. Rass. Ges. Biologie. Bd. 8. 1911.
— Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra, sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. indukt. Abstam.-Vererb.-lehre. Bd. 9. 1913.
— Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese bei Mischlingen zwischen Eltern verschiedener systematischer Verwandschaft. Oeversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. Bd. 56. 1914.
Frey H. Die Schmetterlinge der Schweiz 1880.
Gates R. R. The stature and Chromosomes of Oenothera gigas de Vries. Arch. f. Zellforschung. Bd. 3. 1909.
— Tetraploid mutants and chromosome mechanisms. Biol. Centralbl. Bd. 33. 1913.
— The chromosomes of Oenothera mutants and hybrids. Proc. 7th. intern. zool. Congress 1912.
Goldschmidt R. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. Untersuchungen üb. die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechtes. Zeitschr. indukt. Abstam.-Vererb.-Lehre. Bd. 7. 1912.
Goldschmidt R. und Poppelbaum, Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen II. Ebenda. Bd. 11. 1914.
Haecker V. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergeb. und Fortschritte d. Zool. I. Jena 1907.

Harrison J. W. H. The hybrid Bistoninae. Lepidoptérologie comparée de Ch. Oberthür. Fasc. VII. 1913.
— The Bistonine family of moths. Journ. of Genetics. Vol. 5. 1916.
Harrison J. W. H. and *Doncaster L.* Lycia (Biston) hirtaria and Ithysia (Nyssia) zonaria, and their hybrids. Journ. of Genetics. Vol. 3. 1914. Siehe auch Doncaster.
Kammerer P. Vererbung erzwungener Farbenveränderungen. Induktion von weiblichem Dimorphismus. Arch. Entwickl. Mech. Bd. 29. 1910.
Lang A. Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von Helix hortensis Müller und H. nemoralis L. Festschr. zum 70. Geburtstag E. Haeckels. Jena 1904.
— Ueber die Mendelschen Gesetze, Art und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Verhandl. d. schweiz. Naturf. Ges. Luzern 1906.
— Ueber die Bastarde von Helix hortensis Müller und H. nemoralis L. Festschr. Jena 1908.
— Ueber alternative Vererbung bei Hunden. Zeitschr. indukt. Abstam.-Vererbungslehre. Bd. 4. 1910.
— Fortgesetzte Vererbungsstudien. Ebenda. Bd. 5. 1911.
— Vererbungswissenschaftliche Miscellen. Ebenda. Bd. 8. 1912.
— Experimentelle Vererbungslehre. Bd. I. Jena 1914.
Loeb J. and Bancroft F. W. Some experiments in the production of mutants in Drosophila. Science N. S. Vol. 33. 1911.
Matscheck H. Ueber Eireifung und Eiablage bei Kopepoden. Arch. für Zellforschung. Bd. 5. 1910.
Meek C. F. U. A metrical analysis of chromosome complexes. Phil. Trans. Roy. Soc. Vol. B. 203. 1912.
Morgan T. H. Sex-linked inheritance in Drosophila. Science N. S. Vol. 32. 1910.
— A modification of the sax-ratio, and other ratios in Drosophila, through linkage. Zeitschr. indukt. Abstamm.-Vererbungslehre. Bd. 7. 1912.
Poppelbaum. Gynandromorphe Schmetterlingsbastarde. Zeitschr. indukt. Abstam.-Vererbungslehre. Bd. 11. 1914.
Prout C. Spannerartige Nachtfalter (Geometridae). Seitz: Großschmetterlinge der Erde. Palaearktische Fauna. Bd. 3. 1915.
Punnett R. C. Mendelism. Cambridge 1907.
— Reduplication series in sweet peas. Journ. of Genetics. Vol. 3. 1913.
Roepke W. Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an Standfuß'schen Lepidopterenbastarde. 1. Folge: Smerinthus hybr., hybridus Westwood und operosa Stdfs. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissen. Bd. 44. 1909.
Rothschild und Jordan. A revision of the Lepidopterous family Sphingidae. London 1903.
Schneider W. Ueber die Frage der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Naturw. Wochenschr. Bd. 31. 1916.
Schweitzer A. Ueber Kreuzungen zwischen Lym. dispar L. und L. dispar var. japonica Motsch. 1. Teil. Mitt. d. Entomologia Zürich u. Umgebung. 1915.
— Fortsetzung. Ebenda. 1916.
Seiler J. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Arch. für Zellforschung. Bd. 13. 1914.
Standfuß M. Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. Jena 1896.
— Experimentelle zoologische Studien. Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. Naturw. Bd. 36. 1898.
— Die Resultate 30jähriger Experimente mit Bezug auf Artbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verhandl. schweiz. naturf. Ges. Luzern 1905.
— Jüngste Ergebnisse aus der Kreuzung verschiedener Arten und der Paarung zweier Lokalrassen derselben Art. Mitt. schweiz. entom. Ges. Bd. XI. 1906.
— Mitt. zur Vererbungsfrage. Ebenda. Bd. XII. 1914.

— Zwei blutsverwandte Schwärmerbastarde und weitere Erörterungen über Aglia tau. Lepidoptérologie comparée de Ch. Oberthür. Fasc. IX. Part. II. 1914.

Standfuß Rud. Eine neue Aufhellungsmethode der Greifapparate von männlichen Schmetterltngen. Mitt. schweiz. entom. Ges. Bd. XII 1914.

— Der äußere Genitalapparat der Lepidopteren und seine biologische Bedeutung. Ebenda. 1914.

Staudinger und Rebel. Katalog der Lepidopteren des paläarktischen Faunengebietes. Berlin 1901.

Steche O. Die sekundären Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechts. Zeitschr. indukt. Abstam.-Vererbungslehre. Bd. 8. 1912.

Stitz H. Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren; a) der männliche. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. XIV. 1901.

— Der Genitalapp. d. Mikrolepid.; b) der weibliche. Ebenda. Bd. XV. 1902.

Sturtevant, A. H. The behaviour of the Chromosomes as studied through linkage. Zeitsch. indukt. Abstam.-Vererbungslehre. Bd. XIII. 1915.

Toyama K. On the spermatogenesis of the Silkworm. Bull. Coll. Agricult. Univ. Vol. 2. 1894.

Tutt J. British Lepidoptera. London. 1912.

Vorbrodt C. und Müller-Rutz. Die Schmetterlinge der Schweiz. Bern 1914.

Wocke M. Lepidopterenfauna Schlesiens. Schles. Ver. für Insektenkunde. Breslau 1872.

Zander E. Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Zeitschr. für wissen. Zool. Bd. LXX. 1901.

Tafelerklärung.

Tafel I. Falter.

Fig. 1 u. 2 Lycia (Biston) hirtaria Cl. ♂ und ♀.
„ 3 „ „ „ mut. hannoviensis Heym. heterozyg. ♂
„ 4 u. 5 „ „ „ „ „ „ homoz. ♂ u. ♀
„ 6, 8, 10 Lyc. hybr. pilzii Stdfs. Heller Typus ♂
„ 7, 9, 11 „ „ „ „ „ „ ♀
„ 12, 14, 16 „ „ „ „ Dunkler „ ♂
„ 13, 15, 17 „ „ „ „ „ „ ♀
„ 18, 20 „ „ huenii Obthr. Heller Typus ♂
„ 19, 21 „ „ „ „ „ „ ♀
„ 22, 23 „ „ „ „ Dunkler „ ♂
„ 24, 26, 28 „ (Poecilopsis) pomonaria Hb. ♂
„ 25, 27 „ „ „ „ ♀
„ 29 „ hybr. pilzii Stdfs. Gynandromorph.

Tafel II. Valven.

Sämtliche Figuren wurden mit Zeiß Obj. a2 und Oc. 2, unter Benutzung eines Abbeschen Zeichenapparates entworfen, das Zeichenblatt auf Objekttisch-Höhe. Tubuslänge 160 mm.

Fig.
1. Apocheima hispidaria Schiff.
2, 3. Lycia pomonaria Hb.
4. „ lapponaria Bsd.
5. „ zonaria Schiff.
6. „ alpina Sulz.
7. „ graecaria Stdgr.

Fig.
8. Lycia hirtaria Cl.
9. Biston strataria Hufn.
10. „ betularia L.
11. Lyc. hybr. pilzii Stdfs. Gynand.
12. „ „ huenii Obthr.

Tafel III.

Penisdeckel Fig. 1—6. Obj. a2 Oc. 4.
Penis Fig. 7—11. Obj. a2 Oc. 4.

Fig.
1. Apocheima hispidaria Schiff.
2. Lycia pomonaria Hb.
3. „ lapponaria Bsd.
4. „ hybr. pilzii Stdfs. Gyn.
5. Biston betularia L.
6. Lycia hybr. pilzii Stdfs.

Fig.
7. Apocheima hispidaria Schiff.
8. Lycia pomonaria Hb.
9. „ hirtaria Cl.
10. Biston betularia L.
11. Lyc. hybr. pilzii Stdfs. Gynand.

Tafel IV.

Spermatogenese von Lycia hirtaria.

Sämtliche Figuren der Tafeln IV und V wurden mit Zeiß Achr. Homog. Immersion Obj. 1/12" und Kompensationsokular 12 unter Benutzung eines Abbeschen Zeichenapparates entworfen, das Zeichenblatt 10 cm unter dem Objekttisch. Tubuslänge 160 mm. Die Schnittdicke betrug 4—7 μ.

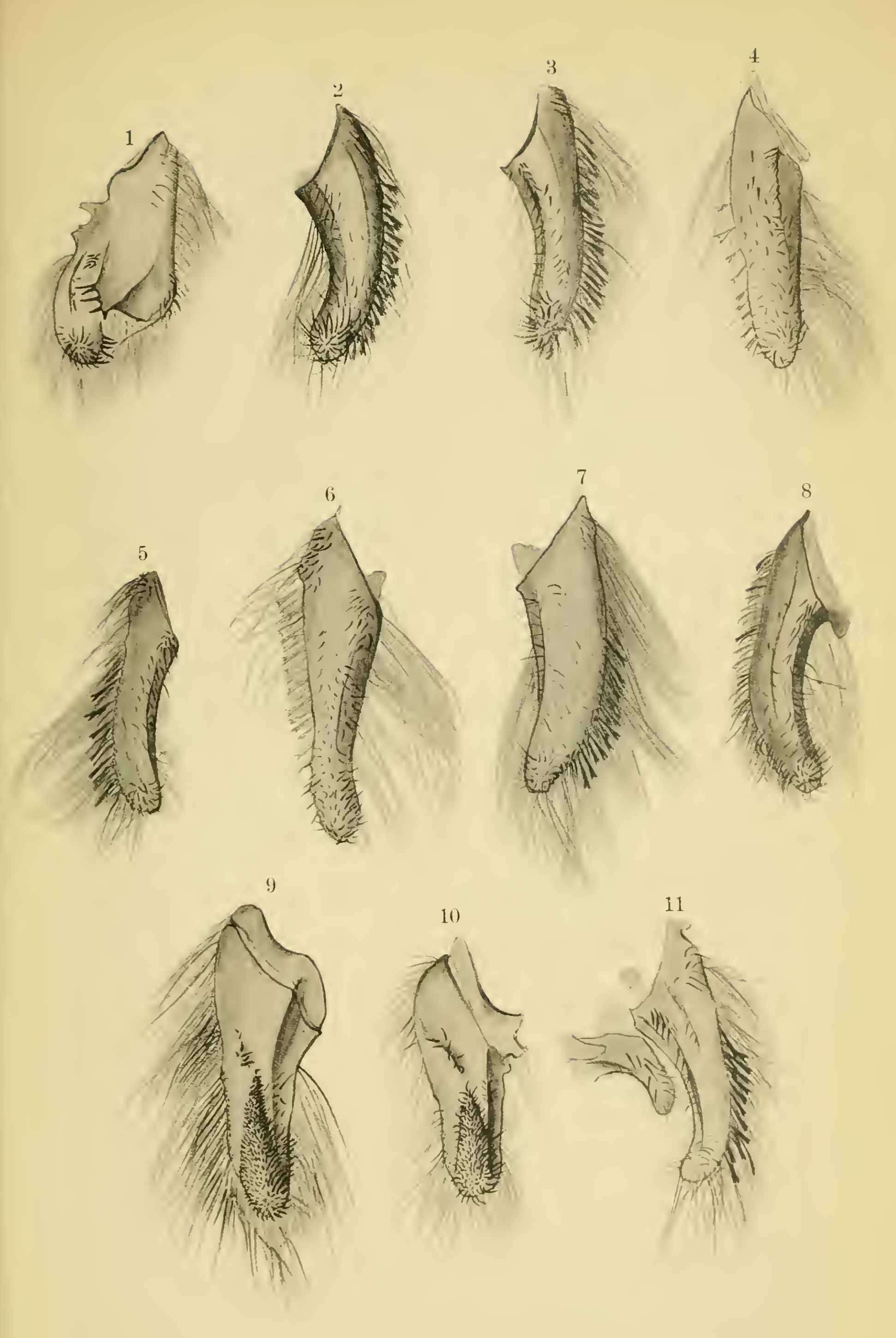
Fig. 1. Spermatogonium; Aequatorialplatte mit 28 Chr.
„ 2. Spermatocyt 1. Ordnung. Prophase, leptotänes Stadium.
„ 3. „ „ „ „ „
„ 4. „ „ „ pachytänes „
„ 5, 6. „ „ „ Interkinese.
„ 7. „ „ Aequatorialplatte mit 14 Chromosomen.
„ 8, 9. „ „ späte Anaphasen.
„ 10. „ „ Tochterplatte mit 14 Chr.
„ 11. Spermatocyt 2. Ordnung. Aequatorialplatte mit 14 Chr.
„ 12. „ „ Tochterplatte mit 14 Chr.
„ 13. „ „ Metaphasen.
„ 14, 15. „ „ Anaphasen.

Tafel V.

Fig. 1— 9. Spermatogenese von pomonaria Hb.
„ 10—23. „ „ Lyc. hybr. pilzii Stdfs.
„ 1, 2. Spermatogonien; Anaphasen.
„ 3. „ Aequatorialplatte.
„ 4. Spermatocyt 1. Ordnung. pachytänes Stadium.
„ 5, 6. „ „ Aequatorialplatten mit 51 Chr.
„ 7. „ 2. Ordnung. Aequatorialplatte mit 51 Chr.
„ 8. „ „ Anaphasen.
„ 9. „ „ Telophasen.
„ 10. Spermatogonium; Aequatorialplatte.
„ 11. „ Metaphasen.
„ 12. „ Telophasen.
„ 13. Spermatocyt 1. Ordnung. leptotänes Stadium.
„ 14. „ „ Prophase.
„ 15. „ „ Interkinese.
„ 16. „ „ Aequatorialplatte mit 45 Chr.
„ 17. „ „ „ „ 52 „
„ 18. „ „ „ „ 55 „
„ 19. Spermatocyt 2. Ordnung. „ „ 55 „
„ 20. „ „ „ „ 49 „
„ 21. „ „ Metaphasen mit Chr. im Cytoplasma.
„ 22, 23. Spermatocyten 2. Ordnung. Unregelmäßigkeiten in der Ana- resp. Telophase.

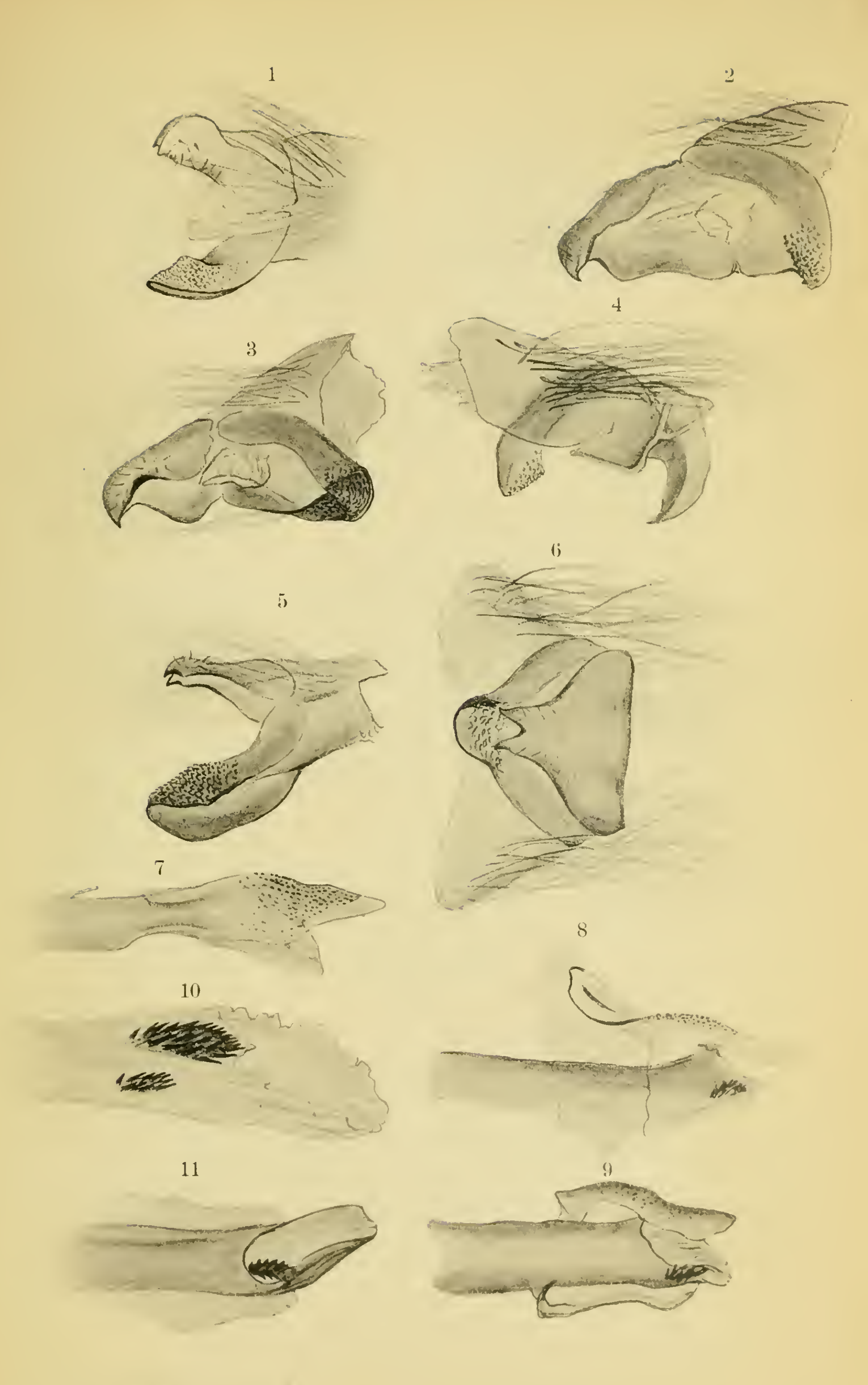






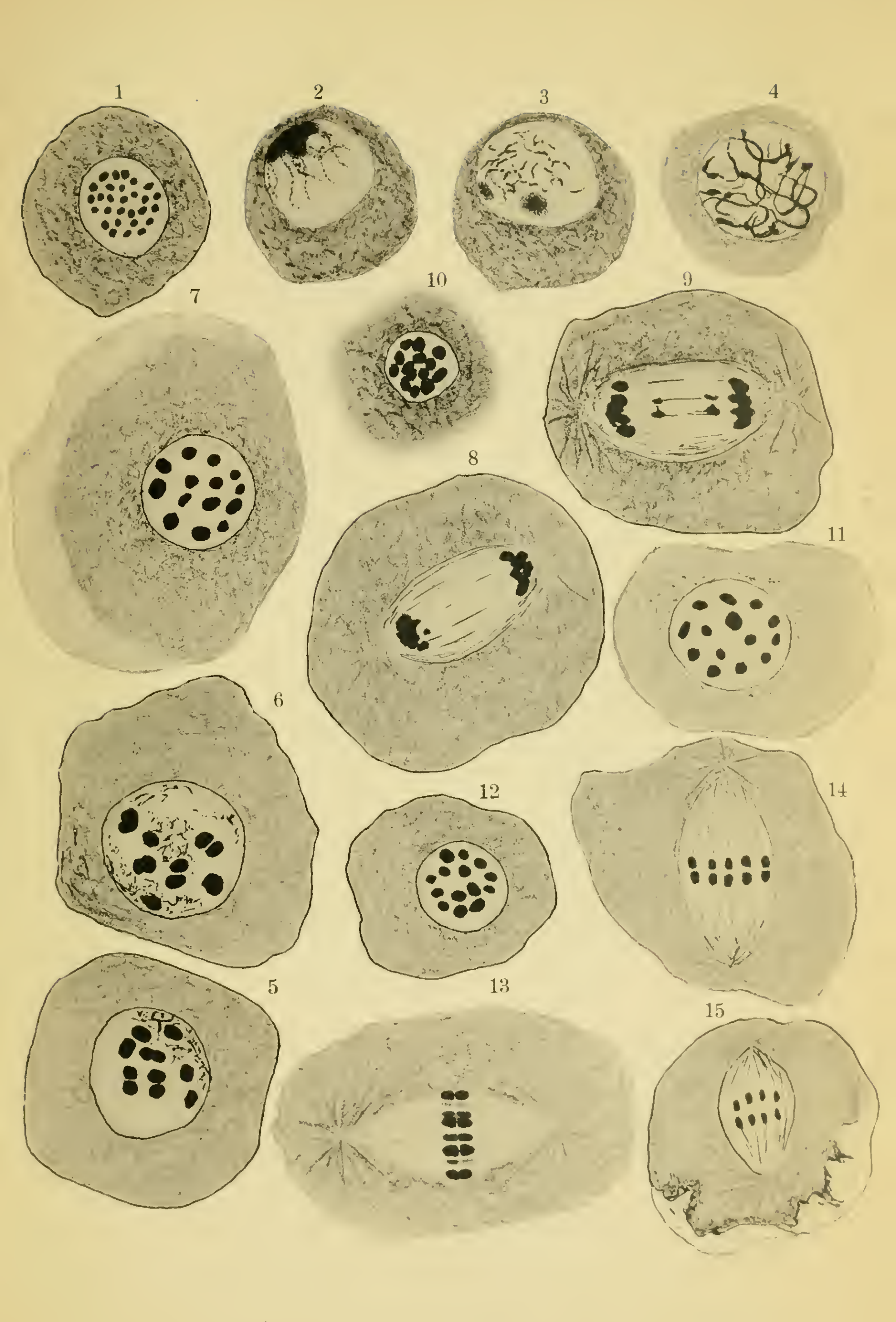
Lichtdruck: Polygraphisches Institut A.-G., Zürich





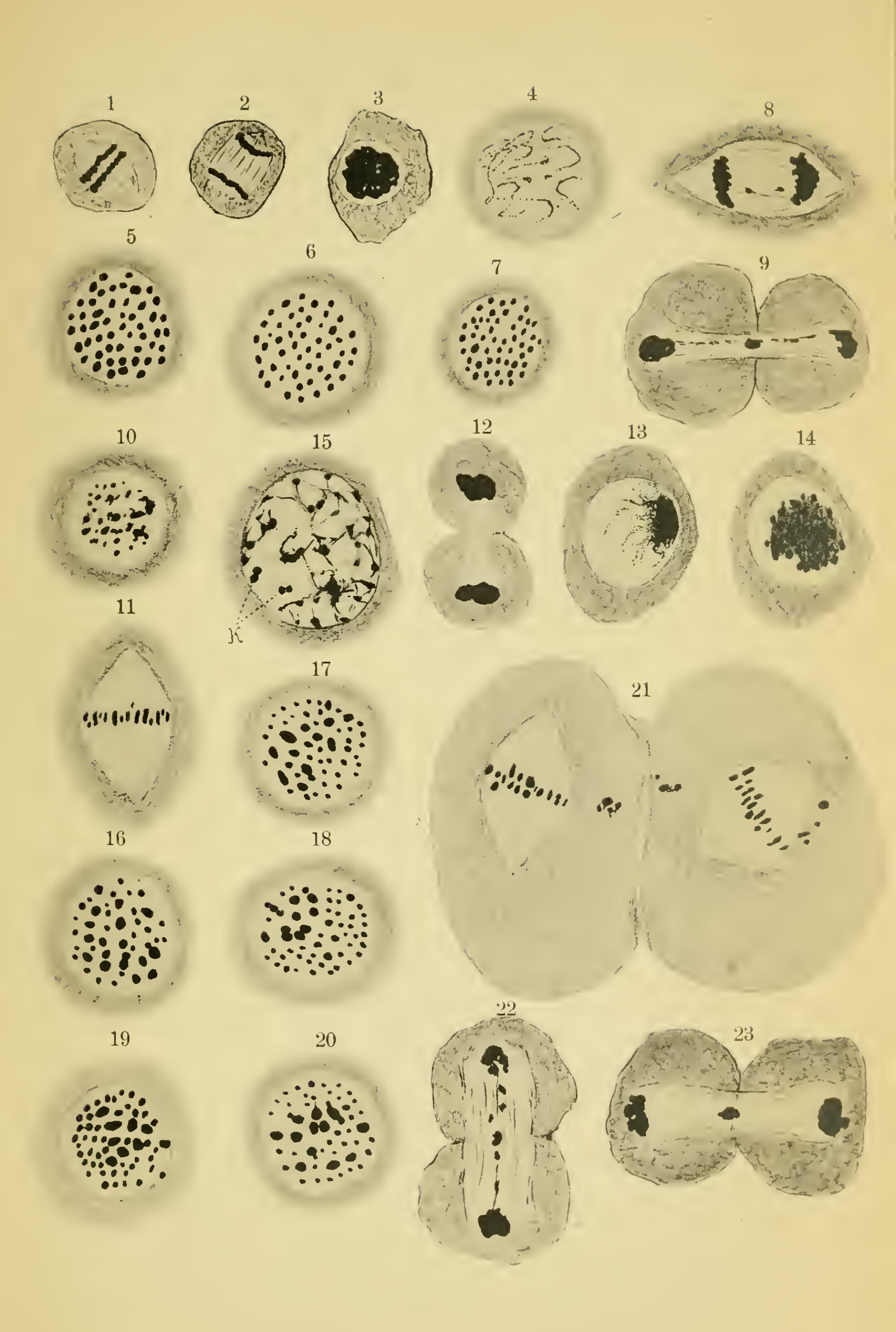
Lichtdruck: Polygraphisches Institut A.-G., Zürich





Lichtdruck: Polygraphisches Institut A.-G., Zürich





Lichtdruck: Polygraphisches Institut A.-G., Zürich











Malan, David Edward.
Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an Standfuss'schen Lepidopteren - bastarden : III. Folge.